ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 2 1980 N° 4

Décembre 1980

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n[os] 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n[os] 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n[os] 1 à 70 ; Botanique, n[os] 1 à 35 ; Écologie générale, n[os] 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n[os] 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

Les Directeurs de la Publication : P[rs] E.-R. Brygoo et M. Vachon.
N° d'inscription à la Commission parit. des public. et agences de presse 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SECTION B

A partir de janvier 1981, la section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie) du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* et la revue *Adansonia*, jusqu'ici publiée par le Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, formeront une seule publication intitulée :

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,
section B, Adansonia (Botanique, Phytochimie)

La périodicité (trimestrielle), le format, la tomaison et la présentation resteront ceux du Bulletin.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. CCP Paris 9062-62 Y.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris, tél. 336-47-25.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 2, 1980, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nº 4

SOMMAIRE

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, nº 4 : 291-319.

Stades juvéniles de coquilles de Pectinidés (Bivalves) : observations au microscope électronique à balayage

par Élisabeth Fatton et Madeleine Bongrain *

Résumé. — L'examen au microscope électronique à balayage (M.E.B.) du stade larvaire et surtout du stade népionique de Pectinidés actuels et fossiles révèle l'existence de caractères d'ornementation et de microstructure distincts de ceux des adultes, différents sur les deux valves, et variables selon les taxa envisagés. L'étude de ces caractères et de leur évolution au cours de l'ontogénèse et de la phylogénèse présente des implications multiples, sur le plan systématique en particulier.

Abstract. — Scanning electron microscopy (S.E.M.) observations on larval and principally post-larval stages of recent and fossil Pectinids give evidence of peculiar ornamental and microstructural characters distinct from those of adults, differing in left and right valves, and variable within the studied taxa. The study of these characters and of their ontogenetic and phylogenetic evolution has implications with different questions, systematics especially.

Introduction

L'étude des stades embryonnaires et postembryonnaires des coquilles de Lamellibranches, depuis les célèbres travaux de Munier-Chalmas et surtout de Bernard, est restée un domaine rarement abordé par les paléontologistes ; en effet, la fossilisation des premiers stades ontogéniques, particulièrement fragiles, est relativement exceptionnelle.

C'est pourtant une question considérée classiquement comme fondamentale du point de vue de la classification et de la phylogénèse. Ainsi, en 1890, le zoologiste américain Jackson, appliquant dans sa thèse sur la phylogénèse des Lamellibranches la même démarche haeckelienne que son maître A. Hyatt pour les Céphalopodes Nautiloïdes, insistait sur la nécessité des comparaisons entre actuels et fossiles, et de l'étude de tous les stades ontogéniques depuis l'embryon. Les descriptions qu'il a données de ces premiers stades, pour de nombreux genres, comptent parmi les premières, et concernent non seulement les caractères morphologiques et anatomiques, mais aussi biologiques. C'est à lui qu'on doit les termes de prodissoconque, désignant la coquille bivalve du stade larvaire planctonique, et celui de dissoconque, désignant la coquille formée après la métamorphose.

* *Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et de Paléontologie, Bât. 504, Université Paris-Sud, 91405 Orsay et* (E. Fatton) *Laboratoire associé au CNRS nº 12.*

L'objectif de Bernard était également de chercher dans l'étude des différents stades postembryonnaires du développement de la coquille des solutions pour la classification et la phylogénèse. Ses travaux (1895-1896) concernent essentiellement, chez des formes fossiles et actuelles, l'évolution morphologique de la charnière, caractère considéré comme capital. Cette voie, longtemps délaissée, a pu être reprise et renouvelée grâce à l'apport indispensable de l'élevage expérimental, comme le montrent les travaux de Le Pennec, dont la thèse (1978) retrace, entre autres, l'historique de cette question.

La découverte de coquilles de Pectinidés juvéniles dans les faluns miocènes de Touraine et l'utilisation du M.E.B. pour leur comparaison avec des espèces actuelles permettent ici de reprendre et d'approfondir les premières observations sur la morphologie et la microstructure des stades larvaires et postlarvaires chez les Pectinidés. Nous laisserons de côté la description des charnières dont la morphogénèse a été étudiée par Le Pennec pour les espèces actuelles des côtes atlantiques.

La terminologie employée pour la description des différents stades ontogéniques est la suivante :

— La prodissoconque a été définie plus haut. Un premier stade, appelé prodissoconque I, correspond à ce que les biologistes appellent « larve D » en raison de la forme des valves, arrondies avec un bord dorsal rectiligne. Dans le stade prodissoconque II qui lui fait suite, la coquille perd sa forme en D, sa convexité augmente et elle présente des stries de croissance bien visibles (pl. III, 3).

— Après la métamorphose se forme la dissoconque. Chez les Pectinidés, la jeune dissoconque ne présente ni la même microstructure ni la même ornementation que la dissoconque adulte : c'est le stade népionique, qui se distingue nettement au sommet des valves par son aspect lisse, alors que la dissoconque adulte (dissoconque II) présente généralement des côtes radiaires recoupées par une ornementation concentrique. L'étude de ce stade au M.E.B. révèle en outre l'existence de caractères microstructuraux distincts de ceux de la dissoconque définitive, comme nous allons le voir.

Nos recherches ont été grandement facilitées par l'obligeance de MM. L. Antoine (C.O.B.) et M. Le Pennec (Université de Brest), qui nous ont confié du matériel actuel provenant en partie d'élevages et comprenant différents stades de croissance, larvaires et post-larvaires : nous les en remercions bien vivement.

I. Matériel étudié

Ainsi que dans les études précédentes (Fatton et Bongrain, 1978), le matériel observé comprend des espèces actuelles et fossiles de Pectinidés d'Europe occidentale.

On sait que, chez les Lamellibranches, l'accroissement du contour de la coquille, tel qu'il se dessine dans le plan de séparation des valves, se fait par accrétion de matériel calcaire au bord palléal. L'observation des stries de croissance depuis le sommet jusqu'au bord permet donc de suivre l'évolution morphologique de la coquille au cours de l'ontogénèse. Cependant, les stades juvéniles fragiles, qui sont aussi les plus proches du sommet et donc plus exposés à l'usure, se trouvent souvent détruits du vivant même de l'animal. Les prodissoconques notamment sont arrachées, tandis que les structures superficielles des népioconques sont altérées. Ce fait semble de règle chez les Pectinidés, et Jackson

(1890), lui-même, a signalé que les très jeunes, seuls, possèdent encore leur prodissoconque. Les observations de la région umbonale sont donc difficiles sur les valves des adultes actuels. Elles le deviennent plus encore sur des fossiles chez qui des phénomènes de dissolution dus à la diagénèse s'ajoutent à l'érosion des crochets. C'est pourquoi nous avons recherché, pour cette étude, des individus dont la taille, sauf exception, n'excédait pas quelques millimètres. Ce sont, pour les espèces actuelles, des post-larves de *Pecten maximus* (L.) provenant d'élevages réalisés au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brest par M. Le Pennec à partir de naissain collecté en milieu naturel. Ce sont aussi des juvéniles récoltés par dragage dans la baie de Saint-Brieuc : *Pecten maximus* (L.), *Chlamys* (*Chlamys*) *varia* (L.), *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis* (L.).

Nous avons également utilisé de jeunes *Pecten jacobaeus* (L.) de taille un peu supérieure (2 à 3 cm) ramassés sur les plages du Grau-du-Roi (Gard).

Quant aux fossiles, ils proviennent pour la plupart de tamisages (fraction comprise entre 0,5 mm et 1 mm) effectués à partir du falun dit « gras » (c'est-à-dire riche en boue argilo-calcaire) de la carrière de La Fontaine (Channay-sur-Lathan, Indre-et-Loire). Il s'agit d'une des variantes du faciès savignéen des faluns miocènes de la Loire (Charrier, 1979). On connait également dans ces faluns un faciès dit pontilévien, considéré comme plus littoral, et distinct du précédent par une meilleure conservation des mollusques à test aragonitique. Toutefois, nous n'y avons pas trouvé de coquilles de Pectinidés aussi petites que dans le Savignéen de La Fontaine. Le gisement pontilévien du Mineé (Thenay, Loir-et-Cher) (Roux *et al.*, 1980) nous a fourni des *Chlamys multistriata* de 2 à 3 mm de diamètre umbono-palléal et des *Pecten subarcuatus* de 1 à 2 cm.

Les espèces des Faluns citées dans ce travail sont les suivantes :

— *Pecten subarcuatus* Tournouër, Miocène moyen,
— *Chlamys* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli), Miocène — Actuel,
— *Chl.* (*Aequipecten*) *radians* (Nyst), Burdigalien — Pliocène,
— *Chl.* (*Aequipecten*) *assimilata* (Millet), Faluns de Touraine,
— *Chl.* (*Macrochlamys*) *albina* (Von Teppner), Miocène moyen.

Il faut noter qu'à l'exception de *Chl.* (*M.*) *albina*, ces espèces appartiennent à des sous-genres ayant encore des représentants actuels, ce qui permet une meilleure interprétation des structures fossilisées. Ces sous-genres (Hertlein *in* Moore, 1969) équivalent à peu près aux « groupes d'espèces » reconnus par J. Roger (1939) : *Chlamys* (*Chlamys*) ou groupe de *Chl. varia*, *Chl.* (*Aequipecten*) ou groupe de *Chl. opercularis*.

Nous avons, en outre, examiné des spécimens de *Pecten arcuatus* (Brocchi) du Stampien de Ligurie, ainsi que des *Camptonectes* (Jurassique de Lorraine) et des *Rhombopteria* (Silurien de Bohême) de la collection de l'École des Mines de Paris.

II. Microstructure et microsculpture superficielles des valves

1. **Les prodissoconques** (pl. I et II)

Elles sont situées de biais au sommet des valves, leur diamètre umbono-palléal formant un angle aigu avec celui de la népioconque. Leur crochet est dirigé vers l'arrière.

Les différences de taille et d'aspect extérieur (convexité, présence de stries de croissance au stade prodissoconque II) observées semblent négligeables au niveau spécifique et même générique. Elles sont le résultat de taux de croissance différents, ce qui fait que le diamètre antéro-postérieur peut varier de 180 µm à 250 µm environ.

Du point de vue microstructural, la prodissoconque des Lamellibranches est constituée d'aragonite de « type homogène » (Bøggild, 1930 ; Taylor *et al.*, 1969). D'après Waller (1976), celle d'*Argopecten irradians* serait irrégulièrement prismatique. Mais nos propres observations ne nous ont pas permis de mettre en évidence des unités cristallines distinctes, même à des grossissements de × 20 000 à × 30 000. Quoiqu'il en soit, par rapport aux autres structures examinées et à des échelles d'observation habituellement inférieures à × 10 000, le terme « homogène » nous paraît mieux approprié (pl. I, 2 et 6).

Chez les fossiles des Faluns, un fait a particulièrement retenu notre attention : l'absence de prodissoconque sur toutes les valves juvéniles de Pectinidés récoltées dans le Savignéen, leur présence sur certaines de celles du Pontilévien.

Sur les valves juvéniles du Savignéen de La Fontaine, on remarque non seulement la disparition de la prodissoconque, mais aussi celle de la fossette chondrophore (pl. II, 1-2, 5-6). Or, le fond de cette dernière est formé de fibres aragonitiques (Trueman, 1953 ; Taylor *et al.*, 1969). Ces fibres, d'après Waller (1976), sont d'ailleurs en continuité avec la surface interne de la prodissoconque.

L'examen de juvéniles actuels de même taille et à de faibles grossissements (× 50 à × 150) révèle que les prodissoconques sont toujours bordées par un bourrelet auquel fait suite le stade népionique. A des grossissements supérieurs, compris entre × 500 et × 5 000, on observe une discontinuité entre ce bourrelet et le reste de la prodissoconque. Seuls, de petits « ponts » de calcaire les relient l'un à l'autre (pl. I, 2-4-6). Nous en déduisons que la discontinuité existant entre la prodissoconque proprement dite et le bourrelet lui faisant suite serait à l'origine d'une zone de faiblesse de la coquille, surtout à un stade très jeune où la croissance en épaisseur du test n'est pas assez importante pour le consolider intérieurement.

Au sommet des coquilles juvéniles des faluns savignéens on retrouve, plus ou moins recristallisés, des vestiges de ce bourrelet bordant le vide laissé par la disparition de la prodissoconque et de la fossette chondrophore (pl. II, 1, 5-6).

Deux hypothèses sont possibles pour expliquer la disparition de la coquille larvaire sur ces fossiles :

1. Elle serait due à une dissolution par les eaux douces interstitielles ayant circulé dans le falun au cours de la diagénèse. Cette hypothèse semble en accord avec le fait que, dans le falun savignéen, seuls les tests de nature calcitique originelle ont été fossilisés : Pectinidés, Ostréidés et Spondylidés pour ne citer que les plus importants. Les mollusques à test aragonitique n'y subsistent que sous forme de moulages dans les blancs grésifiés ou de fragments pulvérulents dans certaines couches meubles.

2. Elle serait consécutive à un arrachement mécanique, pré- ou post-mortem, avant l'enfouissement dans le sédiment.

Il est difficile pour le moment d'opter pour l'une ou l'autre de ces hypothèses. On peut toutefois rappeler, en faveur de la seconde, l'observation de Jackson (1890) selon laquelle les jeunes Pectinidés, mobiles au début du stade népionique, perdent plus facilement leur

prodissoconque que les Ostréidés, fixés dès la métamorphose. Chez les Ostréidés aussi la prodissoconque est aragonitique (Stenzel, 1964) : or, nous avons trouvé en triant le falun savignéen de La Fontaine deux valves d'Ostréidés juvéniles qui avaient conservé leur prodissoconque.

Dans le falun pontilévien de la carrière du Mincé, les tests calcitiques et aragonitiques ont été conservés avec leur nature minéralogique initiale, ce que nous ont confirmé des colorations à la liqueur de Feigl. Les coquilles juvéniles, comme nous l'avons déjà indiqué, y sont d'une taille supérieure à 2 ou 3 mm. Nous avons récolté deux *Chlamys* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli) ayant conservé leur prodissoconque (pl. II, 3-4 et pl. VI, 1) : la comparaison avec l'espèce actuelle *Chl.* (*Chl.*) *varia* (L.) qui en est proche montre clairement la similitude des rapports entre prodissoconque et népioconque (pl. I, 4).

En résumé, vis-à-vis de la fossilisation, les différences de comportement des coquilles juvéniles et de leur prodissoconque dans le Pontilévien et dans le Savignéen semblent liées à la fois aux conditions de dépôt et à la diagénèse.

Ces observations ajoutées à celles portant sur les formes actuelles font apparaître la disparition de la prodissoconque comme un phénomène complexe en relation avec la minéralogie et la microstructure des tests. L'âge des individus au moment de leur mort, les conditions taphonomiques et l'évolution diagénétique du sédiment interviennent en plus dans la fossilisation de la prodissoconque.

2. Les dissoconques

Les différences microstructurales observées sur les valves droites et gauches intéressent exclusivement le stade népionique de la dissoconque.

a. — *Les valves droites* (pl. III-VI)

Sur toutes les valves droites des espèces examinées on observe, faisant suite au bourrelet qui borde la prodissoconque, une couche prismatique externe. Celle-ci semble se retrouver chez toutes les espèces de la famille des Pectinidés, sauf exception (*Chlamys coruscans coruscans* (Hinds) d'après Waller, 1972*a*). Signalée et figurée pour la première fois en 1848 par Carpenter chez *Chlamys nobilis* Reeve, elle a été décrite à nouveau et représentée schématiquement par Jackson (1890) pour six autres espèces. A nouveau signalée par Merrill (1964) chez *Placopecten magellanicus* (Gmelin), Waller (1972*b*) l'a retrouvée chez de nombreux taxa sans toutefois en donner de figuration.

Cette couche prismatique externe n'a pas la même importance chez tous les Pectinidés ; elle est nettement moins étendue dans le groupe des *Chlamys* que dans ceux des *Pecten* et des *Amussium* comme l'indique Waller (1972*b*), avec les chiffres de 0,5 mm à 3 mm à partir du sommet pour les premiers, et de 5 mm à 11 mm pour les deux suivants.

Observés au M.E.B., les prismes, chez les espèces actuelles, apparaissent assemblés en une couche unique dont la surface est marquée par des discontinuités au niveau des stries d'accroissement (pl. IV, 1 et 2). Ils sont disposés en lignes concentriques à partir du sommet. Leur taille est variable (L = 5 à 15 µm ; l = 3 à 5 µm ; e = 2 à 3 µm environ), et leur contour polygonal irrégulier. Sur les parties latérales du disque ils sont plus étroits que dans la région centrale, et souvent plus petits, ces variations de taille et de forme étant

en relation avec des taux de croissance variables selon les différentes parties du disque (Wheeler *et al.*, 1975). On les retrouve également sur les oreilles.

Débarrassée de son périostracum et à de forts grossissements (entre × 1 500 et × 5 000), leur surface apparaît lisse et uniforme chez *Pecten maximus* (pl. III, 3-4) ; chez *Chlamys varia*, elle est criblée de minuscules dépressions dont la configuration évoque la structure réticulée déjà observée chez cette espèce sur le dessus des côtes radiaires (pl. III, 1-2) ; chez *Chlamys opercularis* elle est recouverte de granulations (pl. III, 5-6).

Ainsi apparaissent, entre ces trois espèces, des différences qui viennent s'ajouter à celles déjà constatées au niveau des lamelles de croissance (Fatton et Bongrain, 1978). Toutefois, le niveau systématique auquel elles interviennent — spécifique, subgénérique ou générique — devra être précisé par l'examen d'autres espèces.

Une légère décalcification de leur surface à l'E.D.T.A. met en évidence le fourreau de matière organique dont chacun est entouré, et montre qu'ils sont constitués de « sous-unités » ayant l'allure de courtes fibres perpendiculaires à la surface du test. Celles-ci sont bien visibles, notamment sur la tranche des prismes d'individus adultes qui ont subi une érosion du crochet, surtout au niveau des stries d'accroissement (*Pecten jacobaeus*, pl. IV, 2).

Intérieurement, sur des post-larves de *Pecten maximus* de 300 à 400 µm, on peut observer un passage graduel des prismes à la calcite foliée. Celui-ci se fait par l'intermédiaire d'une couche de transition qui n'est pas sans rappeler celle décrite par Watabe et Wilbur (1961) chez *Crassostrea virginica* (Gmelin). Dans cette zone, bien observable entre le bord de la coquille et la ligne palléale, les prismes passent vers l'intérieur à des tablettes cristallines perpendiculaires à la surface et orientées irrégulièrement (pl. IV, 5-6).

Au-delà de la ligne palléale et en remontant vers le sommet, on observe que les tablettes, qui étaient redressées près du bord, deviennent parallèles à la surface interne de la valve et engendrent ainsi les feuillets constitutifs de la calcite foliée.

La fin du stade népionique est marquée par l'apparition de la costulation caractéristique de l'espèce. Les côtes prennent naissance progressivement à partir d'une zone étroite montrant une structure identique à la structure piquetée qui recouvre entièrement le stade népionique des valves gauches, comme nous le verrons plus loin (pl. III, 1). A ce niveau, on remarque chez *Chlamys varia* que les prismes s'allongent, que leurs limites disparaissent, et qu'ils se fondent ainsi dans la calcite foliée (pl. III, 3-4).

Il y a donc continuité entre les deux structures calcitiques ; observation qui corrobore l'idée émise par Waller (1975) selon laquelle la calcite foliée serait une structure dérivée de la calcite prismatique simple.

Chez les fossiles, les phénomènes de recristallisation dus à une diagénèse plus ou moins poussée masquent en partie ces différentes structures. C'est ainsi que nous avons pu reconnaître quatre types de conservation des prismes :

1. On les distingue nettement à la surface du test, et les formes observées peuvent être comparées à celles des coquilles actuelles (*Chlamys multistriata*, pl. VI, 1-2).

2. Dans le cas le plus fréquent, les prismes disparaissent sous une couche de micrite à cristaux xénomorphes, mais leurs contours sont encore discernables (*Chl. albina*, pl. V, 1-2).

3. La couche superficielle de micritisation s'étant écaillée au niveau des cassures, certaines parties du test montrent des prismes aux contours bien individualisés. Certains

sont encore entourés de leurs fourreaux organiques, minéralisés il est vrai au cours de la diagénèse (*Pecten subarcuatus*, pl. V, 3-4).

4. Des cristaux automorphes de microsparite en « dents de cochon » recouvrent les prismes primaires (*Chlamys multistriata*, pl. V, 5-6).

b. — *Les valves gauches* (pl. VI-VIII)

A la structure prismatique des valves droites correspond sur les valves gauches ce que Jackson (1890) a appelé « pitted structure », expression que nous traduirons par « structure piquetée », bien qu'en réalité elle s'applique davantage à l'ornementation ou à la microsculpture qu'à la structure proprement dite. En effet, la surface externe de la coquille est sculptée, à ce stade, de dépressions dont la forme et la disposition sont plus ou moins irrégulières, et dont l'aspect général pourrait avoir une valeur systématique, comme le suggère Le Pennec (1978).

Waller (1972*a*) décrivant les Pectinidés de l'atoll d'Eniwetok (îles Marshall) parle pour le stade népionique des valves gauches d'ornementation de « type Camptonectes ». Après comparaison avec des *Camptonectes* du Jurassique de Lorraine, nous concluons que les expressions de Jackson et de Waller peuvent être considérées comme synonymes. Notons toutefois que chez *Camptonectes*, les dépressions ne sont pas localisées sur le seul stade népionique : elles sont alignées en files radiales régulières, parfois divariquées, sur tout le test et sur les deux valves, et leur contour est bien circulaire (pl. VIII, 3).

L'examen d'échantillons de *Rhombopteria mira* (Barrande) du Silurien de Bohême, forme considérée comme ancestrale chez les Pectinacea (Jackson, 1890 ; Newell, 1937 ; Stanley, 1972), révèle, de façon curieuse, l'existence d'une ornementation tout à fait comparable à cette « structure piquetée ». Sur la valve gauche (la seule pour laquelle on dispose de spécimens en bon état), toute la surface est nettement sculptée de fins sillons entrecroisés, avec les intersections disposées en quinconce (pl. VI, 5-6). La figure originale de Barrande reproduite par Stanley (1972) montre que la valve droite devait présenter la même ornementation. Déjà signalée à plusieurs reprises, cette dernière n'avait pas encore été mise en parallèle avec celle du stade népionique de la valve gauche des Pectinidés du Cénozoïque : la comparaison avec *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis* (pl. VII, 1), par exemple, montre clairement qu'il existe entre les deux une frappante similitude.

Chez *Pecten maximus* (L.), les dépressions caractéristiques de la structure piquetée ont une forme très variable, plus ou moins allongée et zigzagante, surtout près du sommet. Leur largeur va de 3 ou 4 µm à 10 µm environ, leur longueur peut atteindre 50 µm. Leur disposition, d'abord irrégulière au sommet, s'organise peu à peu en rangées concentriques suivant les stries de croissance. De fines stries secondaires parallèles à ces dernières sont très marquées au fond des dépressions, alors qu'elles disparaissent plus ou moins complètement sur les reliefs (pl. VII, 3-4).

Chez *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis* (L.), à proximité de la prodissoconque, les dépressions sont circulaires et striées (cf. ci-dessus), et forment un réseau régulier (pl. VII, 1). Plus bas, ce réseau se modifie : dans la partie médiane de la coquille, les dépressions s'étirent obliquement, ainsi que les reliefs qui les séparent, et il semble qu'on puisse déceler une amorce de symétrie bilatérale dans leur disposition, qui évoque un peu celle des branches d'un V. A partir de ce réseau de reliefs et de dépressions, naissent respectivement des côtes

et sillons radiaires qui, anastomosés à l'origine, vont devenir indépendants en marquant la fin du stade népionique. Le diamètre des dépressions avant qu'elles ne commencent à s'allonger est de l'ordre de 30 μm.

Chez *Chlamys* (*Chlamys*) *varia* (L.), on observe des rangées concentriques de petites dépressions de 5 μm à 10 μm de large. De forme d'abord irrégulière, elles ont tendance à s'allonger comme dans les cas précédents, donnant ici naissance à des sillons étroits qui bordent de chaque côté les ondulations radiaires correspondant aux ébauches des côtes (pl. VII, 2). Près des oreilles, le dessin des creux et des reliefs évolue de façon plus irrégulière que sur le disque. Le fond des dépressions est marqué des mêmes stries transversales que celles décrites sur *Pecten maximus* et *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis*. Le rythme d'apparition de ces stries reste à déterminer. Toutefois, il se peut qu'il soit analogue à celui de la formation des lamelles de croissance de la dissoconque adulte, et dans ce cas il serait journalier (Antoine, 1979).

Chez les espèces fossiles du falun savignéen de La Fontaine, la structure piquetée des valves gauches est assez bien conservée, et se présente selon des modalités qui permettent, comme chez les actuelles, de distinguer un « type Chlamys s.s. » d'un « type Aequipecten », comme nous avons pu le vérifier à maintes reprises au cours de nos tris.

En effet, les valves juvéniles de *Chl.* (*Aequipecten*) *radians* (Nyst) et *Chl.* (*Aequip.*) *assimilata* (Millet) montrent une ornementation régulière comparable à celle de *Chl.* (*Aequip.*) *opercularis* (L.) (pl. VIII, 1-2, 4-5).

Celle de *Chl.* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli), plus irrégulière, peut être rapprochée de celle de *Chl.* (*Chl.*) *varia* (L.).

Pour *Pecten subarcuatus* Tournouër, de même que pour *Chl.* (*Macrochlamys*) *albina* (Von Teppner), les spécimens juvéniles sont beaucoup plus rares que ceux des espèces ci-dessus. Leur état de conservation médiocre ne permet de les déterminer avec certitude qu'en dénombrant leurs côtes naissantes, et d'après les caractéristiques des oreilles. La structure piquetée de *P. subarcuatus* (pl. VI, 3) a été photographiée au sommet d'une valve adulte, où elle n'est conservée que dans la région des oreilles, à un stade de croissance plus avancé que celui des post-larves de *P. maximus*, ce qui rend la comparaison délicate. On notera cependant la similitude avec *P. arcuatus* (Brocchi) (pl. VI, 4) et avec *Camptonectes* (pl. VIII, 3).

La microstructure de cette couche externe « piquetée » est actuellement à l'étude (Bongrain et Fatton, *en préparation*).

Rappelons que sur la face externe des valves droites, on trouve une zone à ornementation piquetée, topographiquement intermédiaire entre le stade népionique à calcite prismatique et le stade adulte à calcite foliée : il semble que la transition s'exprime également dans les caractères microstructuraux.

Sur les valves gauches, l'observation de post-larves de *Pecten maximus* montre que le passage de la couche piquetée à la couche foliée interne s'effectue de la même façon que celui de la couche prismatique de la valve droite : près du bord palléal, les tablettes cristallines en formation sont d'abord petites, irrégulières et redressées. En remontant vers le sommet, elles sont de plus en plus grandes, et, au-delà de la ligne palléale, là où la couche foliée interne s'est déjà épaissie, elles deviennent parallèles à la surface et se recouvrent partiellement (pl. VII, 5).

III. Discussion des résultats et conclusions

Pour dégager les conclusions à tirer des descriptions qui précèdent, nous nous attarderons d'abord sur la comparaison que nous avons été amenées à faire entre les Pectinidés cénozoïques et des formes de plus en plus anciennes, du Mésozoïque et même du Paléozoïque, et sur leur microstructure.

Newell (1937), dans son étude des Pectinacea de la fin du Paléozoïque, a clairement établi, après les premières tentatives de Bøggild (1930), les caractéristiques microstructurales de leur test. La couche externe, calcitique, est généralement prismatique à la valve droite, et « sans structure » à la valve gauche, alors que la couche interne, aragonitique, est soit lamellaire croisée, soit nacrée. Depuis ces travaux, Termier et Termier (1972) ont également figuré la couche prismatique externe chez des *Euchondria* (Pectinacés) du Viséen du Maroc.

Pour le Mésozoïque, malheureusement, les données manquent. Bøggild (1930), à partir de quelques exemples, fait état d'une structure généralement calcitique, soit irrégulièrement foliée, soit baptisée « lamellaire en zigzag », ou bien intermédiaire entre ces deux types. Toutefois, cet auteur a figuré, chez *Pecten aequivalvis* (Lias) une couche externe irrégulièrement prismatique recouvrant une couche « lamellaire en zigzag », et il y a signalé, dans la région du crochet, la présence d'aragonite lamellaire croisée.

Chez les Pectinidés cénozoïques, beaucoup plus étudiés et mieux connus, le test est entièrement calcitique et folié, du moins chez l'adulte et si on excepte l'aragonite finement prismatique des couches d'insertion musculaire.

Mais, comme nous l'avons vu, on trouve deux autres types de microstructures dans la couche externe du stade népionique : calcite prismatique à la valve droite et, à la valve gauche, calcite paraissant plus ou moins homogène en section, et formant une couche à ornementation « piquetée » tout à fait caractéristique.

C'est à cette « structure piquetée » que nous avons assimilé l'ornementation de *Rhombopteria mira* (Barrande), espèce silurienne de la famille des Leiopectinidae (Newell *in* Moore, 1969). D'ailleurs cette ornementation ne semble pas constituer un cas unique chez les Pectinacea paléozoïques : Newell (*in* Moore, 1969) a figuré une valve droite d'*Eocamptonectes*, genre permien de la famille des Aviculopectinidae, qui la présente aussi.

On la retrouve, avec des modalités différentes, chez les Pectinidés mésozoïques du genre *Camptonectes*, sur lesquels les sculptures en creux se disposent en files radiales et en rangées concentriques, au lieu d'être en quinconce comme chez *Rhombopteria*. Mais la microstructure correspondante, à notre connaissance, n'a pas encore été étudiée. Il est d'ailleurs bien certain que des recherches systématiques sur la répartition des différents types d'ornementation et de microstructure dans l'ensemble des Pectinacea seront nécessaires avant qu'il soit possible d'en tirer des conclusions réellement significatives.

Il est clair, cependant, qu'il s'agit dès à présent d'éléments complémentaires à prendre en compte pour la reconstitution des lignées phylogéniques de ce groupe.

De plus, la présence, sur le stade népionique des Pectinidés modernes, de calcite prismatique à l'extérieur de la valve droite et d'une « structure piquetée » à l'extérieur de la valve gauche, constitue un exemple d'application de la loi de récapitulation de Haeckel, avec

la conservation au début de l'ontogénèse de caractères observables chez les ancêtres paléozoïques et mésozoïques du groupe.

Un autre aspect important est celui du rôle morphofonctionnel de ces structures, en relation avec l'évolution du mode de vie des Pectinacea depuis le Paléozoïque. De ce point de vue, l'existence d'une ornementation et d'une microstructure différentes sur les deux valves, déjà soulignée par Newell (1937), est vraisemblablement liée à la position de vie de ces bivalves. En effet, ce sont fondamentalement des formes byssifères, appartenant à l'épifaune, et vivant avec le plan de séparation des valves à l'horizontale ou presque, contrairement aux bivalves fouisseurs de l'endofaune, chez qui il est généralement vertical. C'est ainsi que les Pectinidés, qu'ils soient toute leur vie fixés par un byssus comme les *Chlamys* s.s., ou libres et nageurs à l'état adulte comme les *Pecten*, reposent sur leur valve droite. D'après Stanley (1972), l'adaptation à ce mode de vie épibionte se serait effectué dès le Paléozoïque, à partir de formes byssifères comme *Rhombopteria*, dont la morphologie — subéquivalve et fortement prosocline — indique l'appartenance à l'endofaune. Sans entrer ici dans la description de l'évolution morphologique qu'implique une telle adaptation, notons que du point de vue microstructural, la structure calcitique foliée semble avoir constitué un avantage pour la conquête de ce nouveau milieu. En effet, d'après Waller (1972*b*, 1975), elle serait plus favorable à la réalisation de cette ornementation de côtes plus ou moins épineuses ou écailleuses qui est une des caractéristiques des coquilles adaptées à un mode de vie épibionte : l'acquisition de cette structure, à la place de la calcite prismatique associée à l'aragonite lamellaire croisée ou nacrée, aurait ainsi permis aux Pectinidés de conquérir des habitats exposés à une plus forte turbulence des eaux et à un taux de prédation plus élevé.

Une autre des implications de ces observations sur les Pectinidés juvéniles concerne la systématique. En effet, on constate, tant sur la valve droite que sur la gauche, des différences entre plusieurs types de prismes ou de structures piquetées s'exprimant à un niveau vraisemblablement subgénérique qui reste à confirmer, mais suggérant la possibilité de distinguer, très tôt après la métamorphose, un *Pecten* d'un *Chlamys* s.s. ou d'un *Chl.* (*Aequipecten*).

L'utilisation de ces critères peut donc constituer un outil précieux tant pour le biologiste que pour le paléontologiste — malheureusement ce dernier n'en dispose pas toujours, compte tenu des aléas de la fossilisation. C'est ainsi que pour le *Chl.* (*Macrochlamys*) *albina* des Faluns nous n'avons pas pu trouver de spécimens favorables à des observations bien nettes, du moins pour les valves gauches, alors que cela avait été possible avec l'étude des lamelles de croissance des adultes, qui nous ont permis de rapprocher cette grande espèce miocène du groupe des *Pecten* (Fatton et Bongrain, 1978). Mais, pour la détermination des formes mieux conservées, l'utilisation de ces caractères juvéniles s'est révélée très utile, suppléant notamment à l'absence des côtes caractéristiques non encore développées au stade népionique.

Enfin, à propos des Pectinidés juvéniles récoltés dans les Faluns, nous avons été amenées à discuter la question des conditions de fossilisation, différentes dans les faciès savignéen et pontilévien. En effet, l'absence des prodissoconques sur les Pectinidés du Savignéen ne semble pas s'expliquer seulement par la diagénèse et la dissolution préférentielle de l'aragonite. Il existe entre la prodissoconque et la dissoconque une étroite zone de discontinuité, qui favorise évidemment l'élimination de la coquille larvaire sous l'action de fac-

teurs mécaniques, liés au mode de vie plus ou moins actif de la post-larve et à l'énergie du milieu dans lequel elle se trouve.

En conclusion, on voit que l'étude des premiers stades de la morphogénèse et de leur microstructure chez les Pectinidés révèle l'existence de caractères intervenant dans des domaines variés et complémentaires, concernant la classification et la phylogénèse, mais aussi la morphologie fonctionnelle, la paléoécologie et la taphonomie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Antoine, L., 1979. — La croissance de la coquille St Jacques, *Pecten maximus* (L.), et ses variations en mer celtique et en Manche. Thèse de doctorat de 3e cycle, Centre océanologique de Bretagne, Université de Bretagne occidentale, Brest, 148 p., 35 fig., 5 pl.

Bernard, 1895. — Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches. *Bull. Soc. géol., Fr.*, **23** (9) : 104-154.

— 1896. — Troisième note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches (Anisomyaires). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **24** (27) : 412-449.

Bøggild, O. B., 1930. — The shell structure of the Mollusks. *Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Skr. Natur.*, **2** : 233-326.

Bongrain, M., et E. Fatton. — Croissance et microstructure chez divers Pectinidés (Bivalves) actuels et fossiles. VIIe Congrès international de Malacologie, Perpignan, sept. 1980 (*en préparation*).

Charrier, P., 1979. — Un modèle d'évolution paléoécologique et de dynamique sédimentaire dans les faluns miocènes de Touraine : le Bassin de Savigné sur Lathan (Indre-et-Loire). Thèse de doctorat de 3e cycle, Orsay, 204 p., xiv p. annexes, 35 fig., 12 pl.

Fatton, E., et M. Bongrain, 1978. — La surface externe de la coquille des Pectinidés (Mollusques bivalves) vue au M.E.B. : observations en relation avec la croissance du test. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **287** : 1195-1198, 1 pl.

Jackson, R. T., 1890. — Phylogeny of the Pelecypoda : the Aviculidae and their allies. *Mem. Boston Soc. nat. Hist.*, **4** : 277-394, pl. XXIII-XXX.

Le Pennec, M., 1978. — Genèse de la coquille larvaire et post-larvaire chez divers Bivalves marins. Thèse de doctorat d'état, Université de Bretagne occidentale, Brest, 229 p., 28 fig., 108 pl.

Merrill, A. S., 1961. — Shell morphology in the larval and post-larval stages of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (*Gmelin*). *Mus. Comp. Zoology Bull.*, **125** : 20 p., 3 pl., 5 text-fig.

Moore, R. C. (ed.), 1969. — Treatise on Invertebrate Paleontology, part N (1), Mollusca 6 : Bivalvia. Geol. Soc. of America and Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas.

Newell, N. D., 1937. — Late Paleozoïc Pelecypods : Pectinacea. *State geol. Survey of Kansas*, **10** : 123 p., 41 fig., 20 pl.

Roger, J., 1939. — Le genre *Chlamys* dans les formations néogènes de l'Europe. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **40** : 294 p., 28 pl.

Roux, M., E. Fatton, J. J. Macaire, et L. Rasplus, 1980. — Données nouvelles sur les faluns miocènes du Blésois (Loir-et-Cher) et leurs relations stratigraphiques avec les sables de Sologne. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **290** : 1099-1102, 1 fig.

Stanley, S. M., 1972. — Functional morphology and evolution of Mollusks. *J. Paleont.*, **46** (2) : 165-212.

Stenzel, H. B., 1964. — Oysters : composition of the larval shell. *Nature*, **143** : 155-156.

Taylor, J. D., W. J. Kennedy, and A. Hall, 1969. — The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction, Nuculacea, Trigonacea. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, Zool. : 125 p., 77 text-fig., 29 pl.

Termier, H., et G. Termier, 1972. — Identification de fragments de coquilles de Mollusques dans les sédiments paléozoïques et triasiques. *Haliotis*, **2** (2) : 209-214.

Trueman, E. R., 1953. — The ligament of *Pecten*. *Q. Jl micros. Sci.*, **94** (2) : 193-202, 5 fig.

Waller, T. R., 1972*a*. — The Pectinidae (Mollusca : Bivalvia) of Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Veliger*, **14** (3) : 221-264.

— 1972*b*. — The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca : Bivalvia). 24th Intern. Geol. Congress, Montreal, sect. 7, Paleont. : 48-56.

— 1975. — The origin of foliated-calcite shell microstructure in the subclass Pteriomorphis (Mollusca : Bivalvia). *Bull. Am. malac. Union* : 57-58.

— 1976. — The development of the larval and early post-larval shell of the bay scallop, *Argopecten irradians*. *Bull. Am. malac. Union* : 46.

Watabe, N., and K. M. Wilbur, 1961. — Studies on shell formation. IX-An electron microscope study of crystal layer formation in the Oyster. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **9** : 761-771.

Wheeler, A. P., P. L. Blackwelder, and K. M. Wilbur, 1975. — Shell growth in the scallop *Argopecten irradians*. I-Isotope incorporation with reference to diurnal growth. *Biol. Bull.*, **148** : 472-482, 4 fig.

Manuscrit déposé le 18 juin 1980.



PLANCHES

PLANCHE I

Limite de la prodissoconque chez les Pectinidés actuels.

1. *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis* (L.). (Brest, Atlantique.) Sommet d'une valve droite. × 60.
2. *Idem*. Grossissement sur le bourrelet de la prodissoconque. × 6 400.
3. *Chlamys* (*Chlamys*) *varia* (L.). (L'Aiguillon, Atlantique.) Sommet d'une valve gauche. × 195.
4. *Idem*. Grossissement sur le bourrelet de la prodissoconque. × 1 950.
5. *Pecten maximus* (L.). (Élevage du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brest.) Valve droite : post-larve au stade népionique. × 190.
6. *Idem*. Grossissement sur le bourrelet de la prodissoconque. × 6 400.

P : prodissoconque ; B : bourrelet ; N : népioconque. Les flèches indiquent les « ponts » calcaires.

Les clichés qui illustrent ces planches ont été, sauf indication contraire, réalisés au M.E.B. par Mmes M. André et D. Guillaumin (Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, Université P. et M. Curie — Paris VI) et Mme A. Raguideau (Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay).

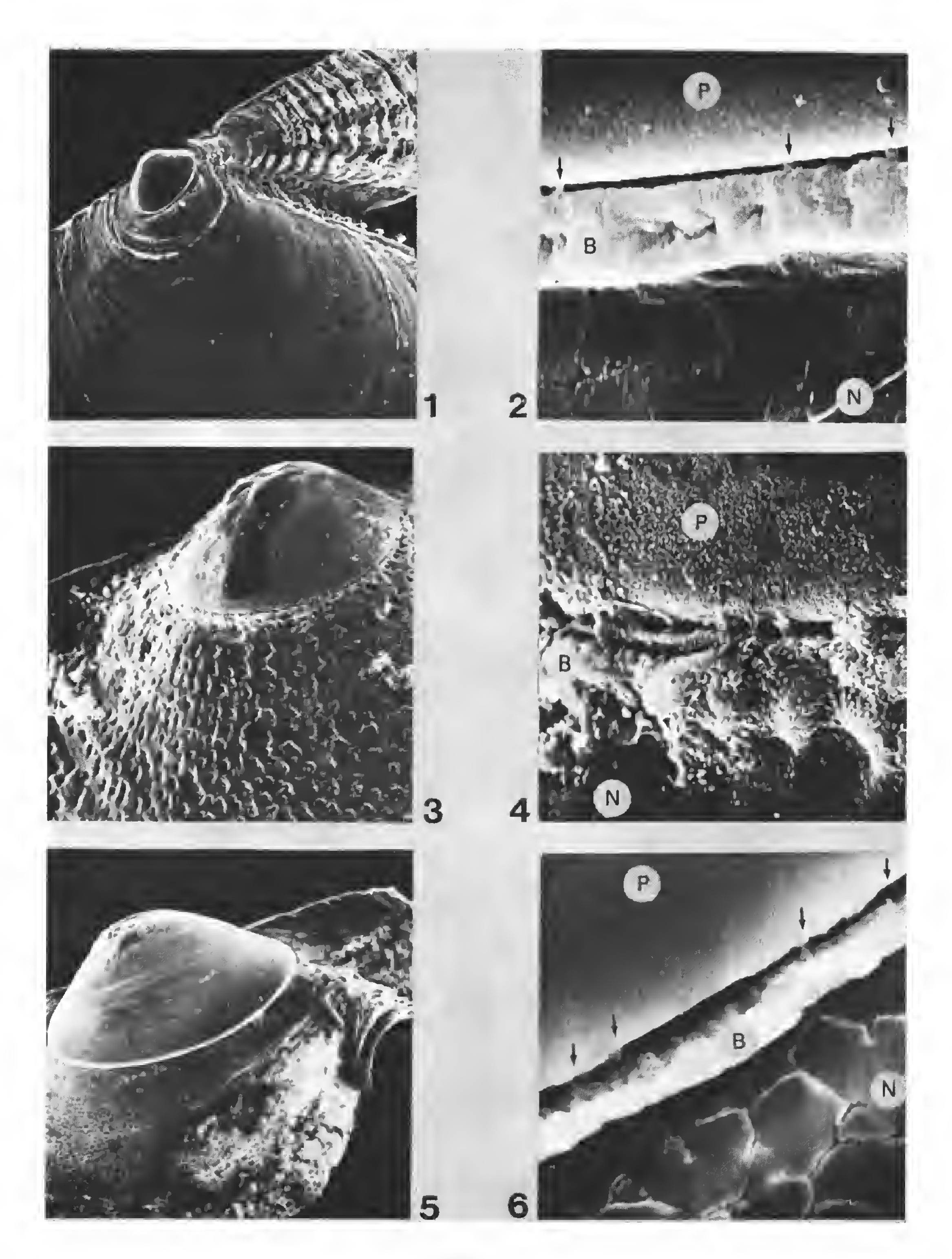


PLANCHE 1

PLANCHE II

Conservation de la prodissoconque chez les Pectinidés fossiles.
(Mêmes légendes que pour la planche I.)

1. *Chlamys* sp. (Miocène, faciès savignéen. Carrière de la Fontaine, Channay-sur-Lathan, Indre-et-Loire.) Valve droite. × 115.
2. *Chlamys* sp. (Même provenance.) Valve gauche. × 60.
3. *Chlamys* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli). (Miocène, faciès pontilévien. Carrière du Mineé, Thenay, Loir-et-Cher.) Prodissoconque conservée au sommet d'une valve droite. × 385.
4. *Idem.* Grossissement sur le bourrelet de la prodissoconque. (Cf. pl. I, 4.) × 5 100.
5. *Pecten* sp. (Miocène, faciès savignéen. Carrière de la Fontaine, Channay-sur-Lathan, Indre-et-Loire.) Valve gauche. × 60.
6. *Idem.* Recristallisation du carbonate de calcium à l'emplacement du bourrelet. × 190.

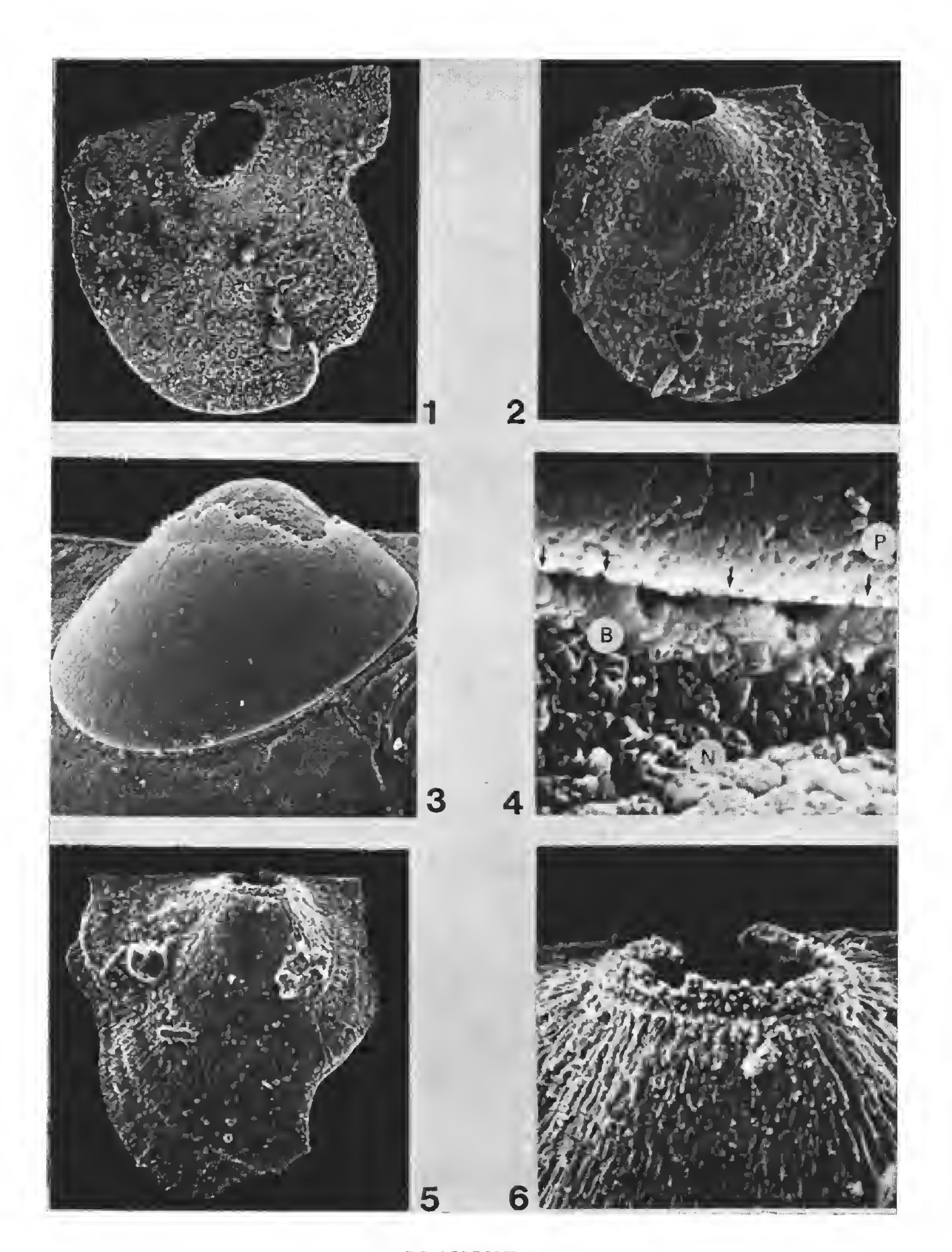


PLANCHE II

PLANCHE III

Le stade népionique des Pectinidés actuels : valves droites.

1. *Chlamys* (*Chlamys*) *varia* (L.). (Brest, Atlantique.) Partie antérieure du disque montrant la couche prismatique externe et le passage aux côtes radiaires par l'intermédiaire d'une zone de transition à structure piquetée (flèche en bas, à droite). × 75.
2. *Idem.* Grossissement sur la surface des prismes. × 6 600.
3. *Pecten maximus* (L.). (Élevage du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brest.) Face externe d'une post-larve. Au sommet de la népioconque, on distingue les deux stades de la prodissoconque, PI, à la surface lisse et PII, avec des stries de croissance bien marquées. × 120.
4. *Idem.* Grossissement sur la surface des prismes. × 4 000.
5. *Chlamys* (*Aequipecten*) *opercularis* (L.). (Brest, Atlantique.) Jeune individu cassé longitudinalement pour montrer la couche sous-jacente aux prismes ou couche intermédiaire (CI, voir cliché 6). × 35.
6. *Idem.* Grossissement sur la surface des prismes, à la limite de la cassure indiquée par la flèche sur le cliché 5. × 2 000.

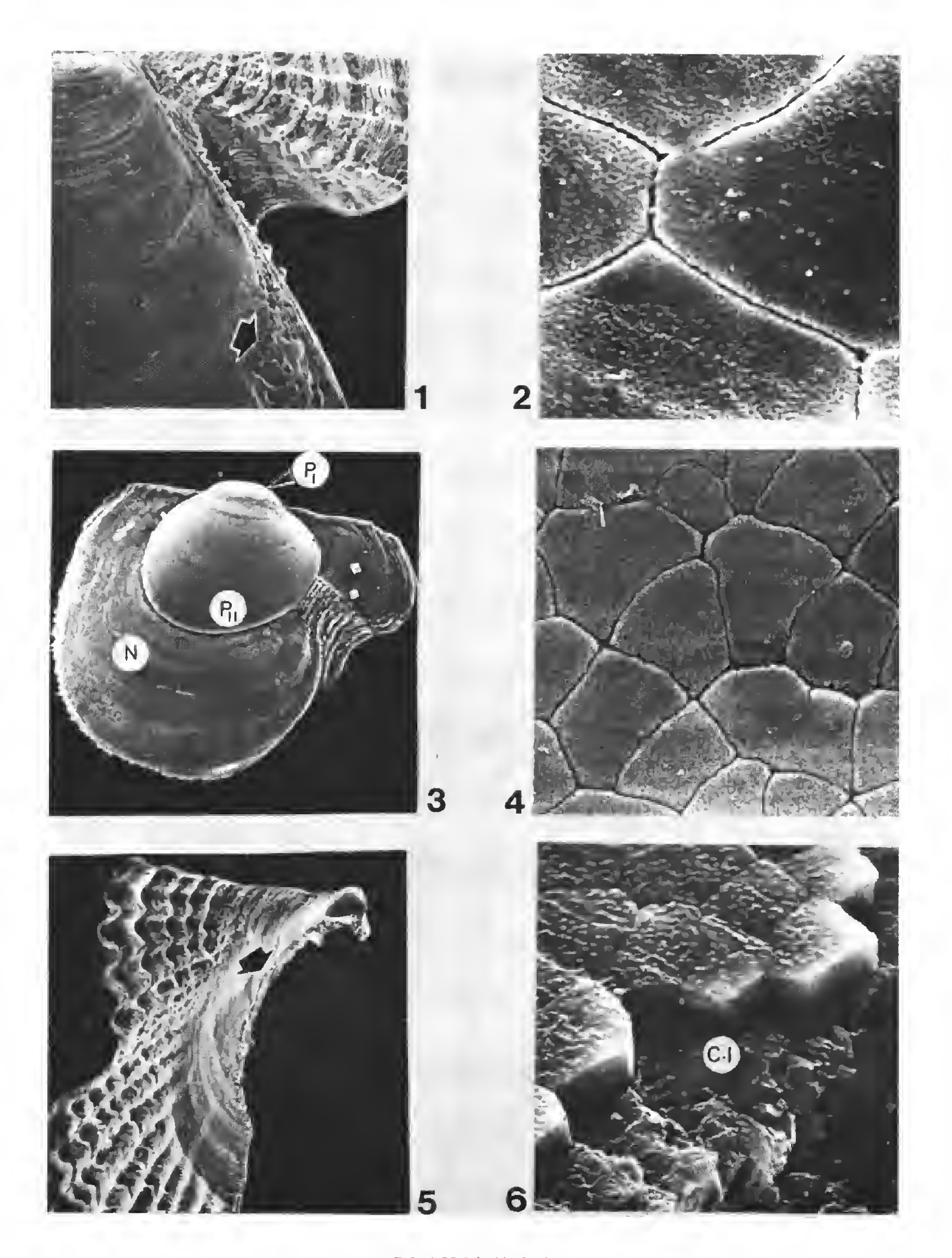


PLANCHE III

PLANCHE IV

Le stade népionique des Pectinidés actuels : valves droites (*suite*).

1. *Pecten jacobeus* (L.). (Le Grau du Roi, Méditerranée.) Couche prismatique de la népioconque. × 200. La flèche indique la strie d'accroissement le long de laquelle a été pris le cliché 2. D : disque. OA : oreille antérieure.
2. *Idem.* × 1 650. Le long de la discontinuité déterminée par l'arrêt de croissance, les prismes ont été arrachés, mettant ainsi en évidence la couche intermédiaire sous-jacente (C.I.).
3. *Chlamys* (*Chlamys*) *varia* (L.). (L'Aiguillon, Atlantique.) Passage de la couche prismatique externe à la calcite foliée par l'intermédiaire d'une zone à structure piquetée. × 75. La flèche indique l'endroit grossi sur le cliché 4.
4. *Idem.* × 780.
5. *Pecten maximus* (L.). (Élevage du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brest.) Intérieur d'une post-larve au stade népionique. De droite à gauche, les couches prismatique, intermédiaire et foliée. × 3 000.
6. *Idem*, mais autre individu. Grossissement sur les éléments de la couche intermédiaire. × 6 440.

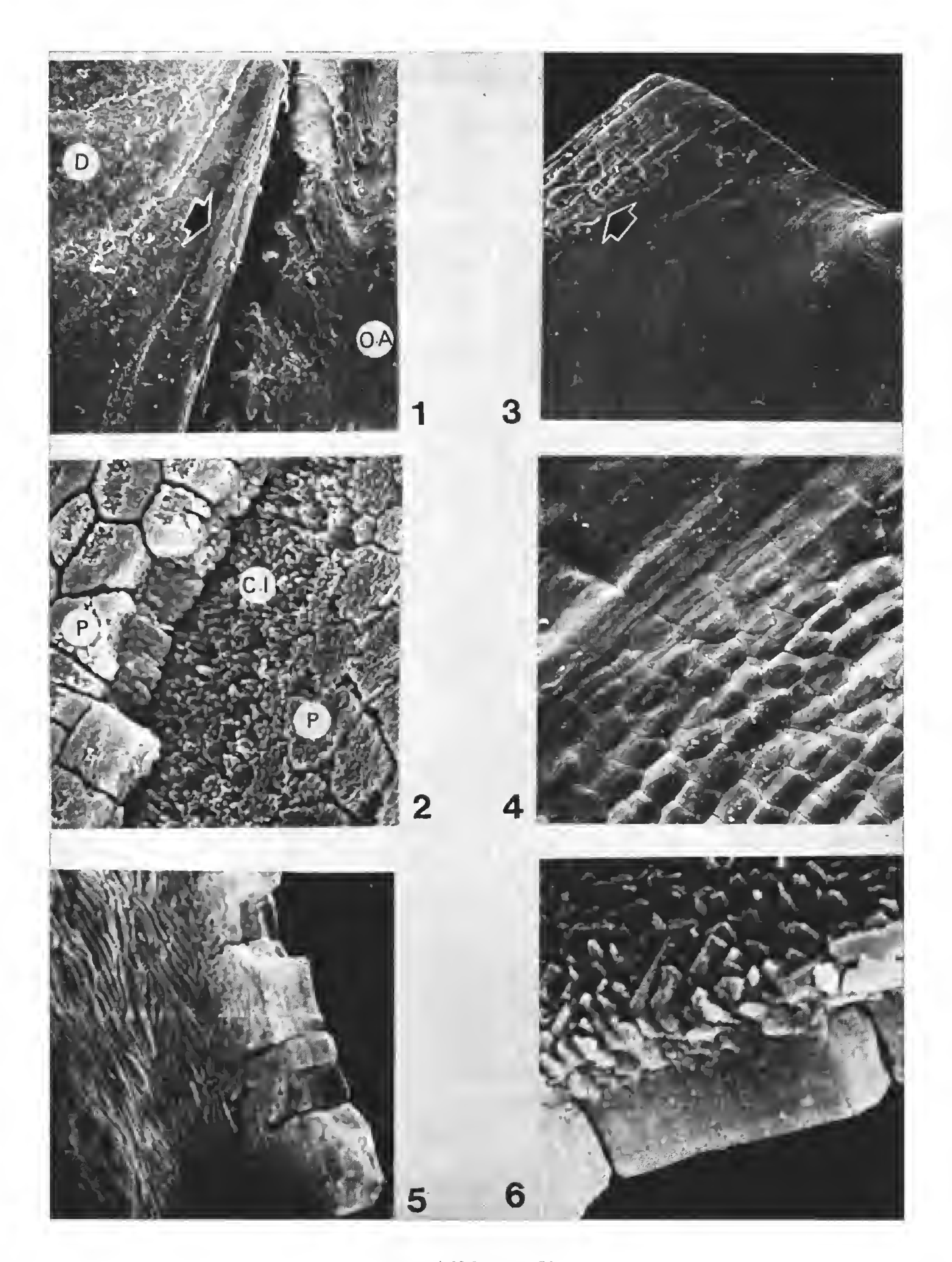


PLANCHE IV

PLANCHE V

La conservation des prismes sur les valves droites des Pectinidés fossiles.

1. *Chlamys* (*Macrochlamys*) *albina* (von Teppner). (Miocène, faciès savignéen. Carrière de la Fontaine, Channay-sur-Lathan, Indre-et-Loire.) Partie antérieure d'une valve au stade népionique. × 45.
2. *Idem.* Détail des prismes micritisés. × 2 000.
3. *Pecten subarcuatus* Tournouër. (Même provenance.) Partie antérieure d'une valve au début du stade dissoconque II. × 40. La flèche indique l'endroit où a été pris le cliché 4.
4. *Idem.* Détail des prismes : à droite, couche prismatique micritisée ; à gauche, vestiges des prismes entourés de leurs fourreaux organiques minéralisés. × 2 000.
5. *Chlamys* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli). (Miocène, faciès pontilévien. Carrière du Mincé, Thenay, Loir-et-Cher.) Partie postérieure d'une valve au début du stade dissoconque II. × 40.
6. *Idem.* Détail des prismes recouverts de microsparite. × 1 500.

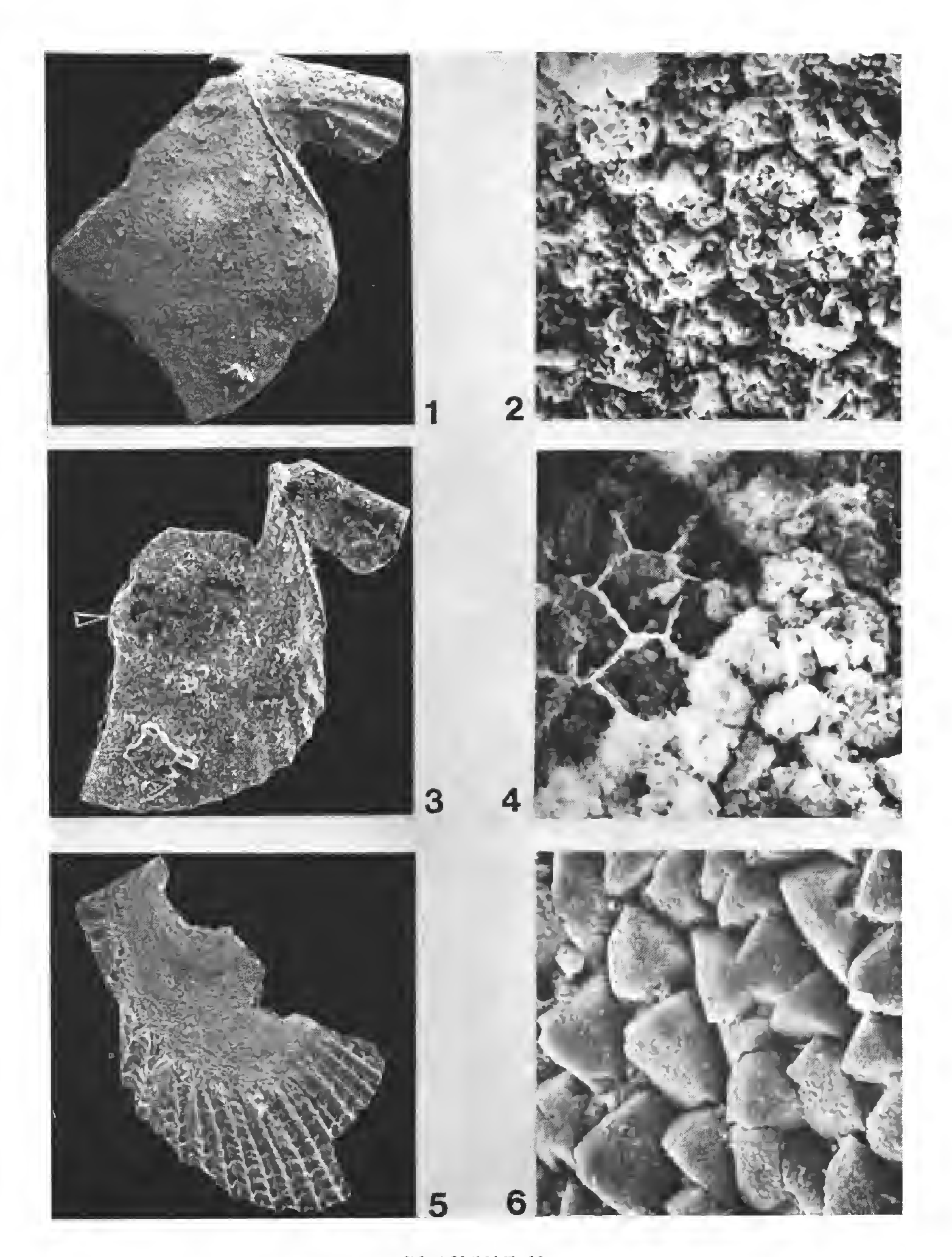


PLANCHE V

PLANCHE VI

La conservation des prismes sur les valves droites des Pectinidés fossiles (*suite*).

1. *Chlamys* (*Chlamys*) *multistriata* (Poli). (Miocène, faciès pontilévien. Carrière du Mincé, Thenay, Loir-et-Cher.) Valve ayant conservé sa prodissoconque. × 30.

   P : prodissoconque ; N : népioconque ; D : dissoconque II. La flèche située à gauche indique l'endroit grossi sur le cliché 2.

2. *Idem*. Grossissement sur la surface des prismes. × 900.

La structure piquetée des valves gauches des Pectinidés.

3. *Pecten subarcuatus* Tournouër. (Miocène, faciès pontilévien. Carrière du Mincé, Thenay, Loir-et-Cher.) Limite du disque et de l'oreille antérieure. × 80.
4. *Pecten arcuatus* (Brocchi). (Stampien de Ligurie, Cassinelle.) Limite du disque et de l'oreille antérieure. × 70.

   D : disque ; OA : oreille antérieure.

5. *Rhombopteria mira* (Barrande). (Silurien de Bohême. Collection de l'E.N.S.M. de Paris.) × 5. (*Cliché J. Didelot.*)
6. *Idem*. Grossissement de la surface ornée de motifs en losanges. Autre individu. × 15. (*Cliché J. Didelot.*)

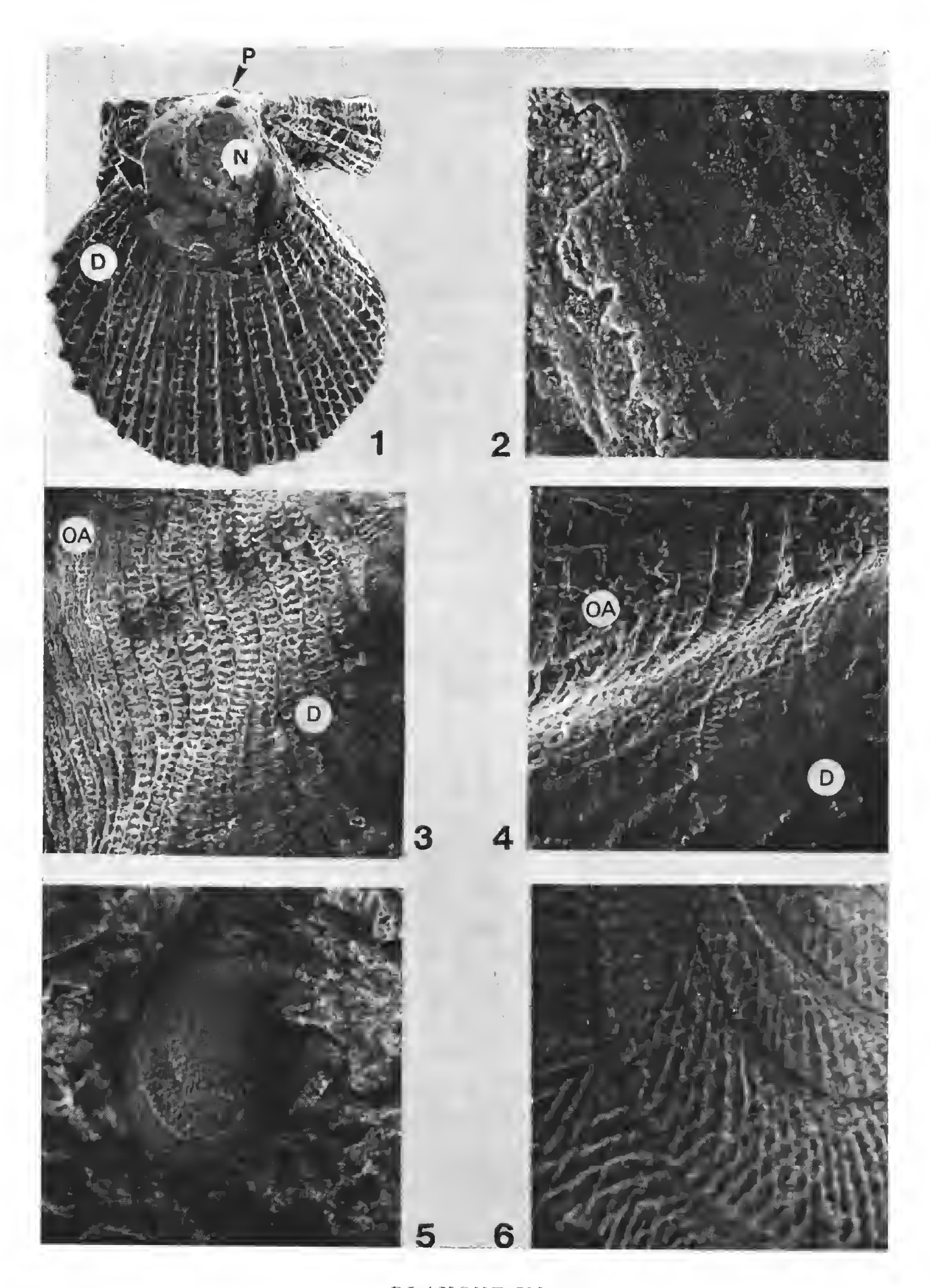


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Le stade népionique des Pectinidés actuels : valves gauches.

1. *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L.). (Brest, Atlantique.) Sommet d'une valve montrant la structure piquetée et le passage aux côtes radiaires. × 65.
2. *Chlamys (Chlamys) varia* (L.). (Brest, Atlantique.) Passage de la structure piquetée aux côtes radiaires. × 330.
3. *Pecten maximus* (L.). (Élevage du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brest.) Post-larve au stade népionique : valve gauche. × 125.
4. *Idem.* × 380.
5. *Idem.* Intérieur du disque d'un autre individu montrant le passage graduel de la structure intermédiaire (CI) aux tablettes de la calcite foliée (CF). × 1 900.

   MP : myostracum palléal.

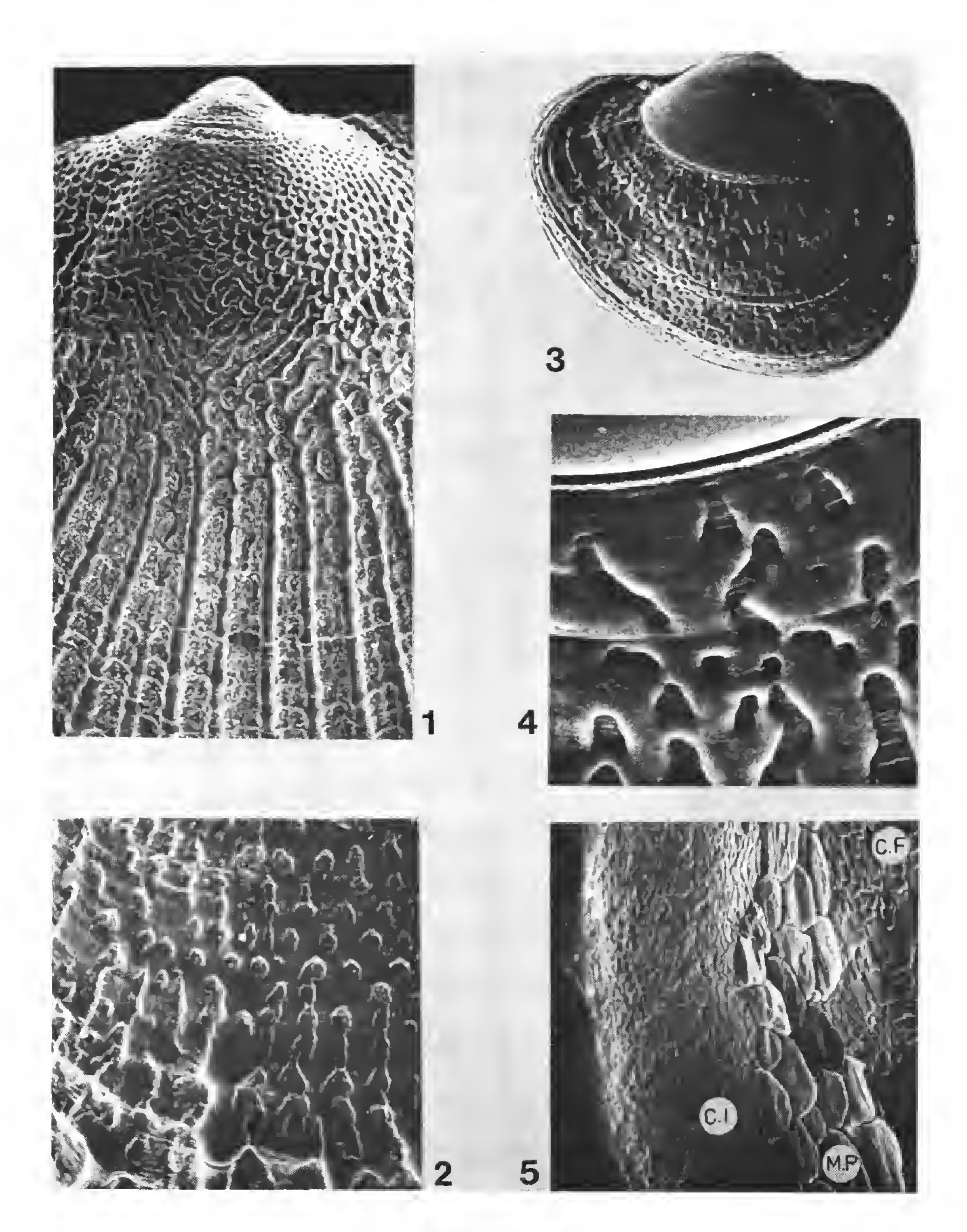


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Le stade népionique des Pectinidés fossiles : valves gauches.

1. *Chlamys* (*Aequipecten*) *assimilata* (Millet). (Miocène, faciès savignéen. Carrière de Galmer, Noyant-sous-le-Lude, Maine-et-Loire.) Début du stade dissoconque II. × 55. La flèche indique l'endroit grossi sur le cliché 2.
2. *Idem.* Passage de la structure piquetée aux côtes radiaires (cf. pl. VII, 1). × 190.
3. *Camptonectes lens.* (Jurassique, Longwy, Meurthe-et-Moselle. Échantillon de l'E.N.S.M. de Paris.) Détail de l'ornementation. × 40.
4. *Chlamys* (*Aequipecten*) *radians* (Nyst et Westendorp). (Miocène, faciès savignéen. Carrière de Galmer, Noyant-sous-le-Lude, Maine-et-Loire.) × 50.
5. *Idem.* Grossissement sur la structure piquetée (cf. pl. VII, 1 et pl. VIII, 2). × 200.

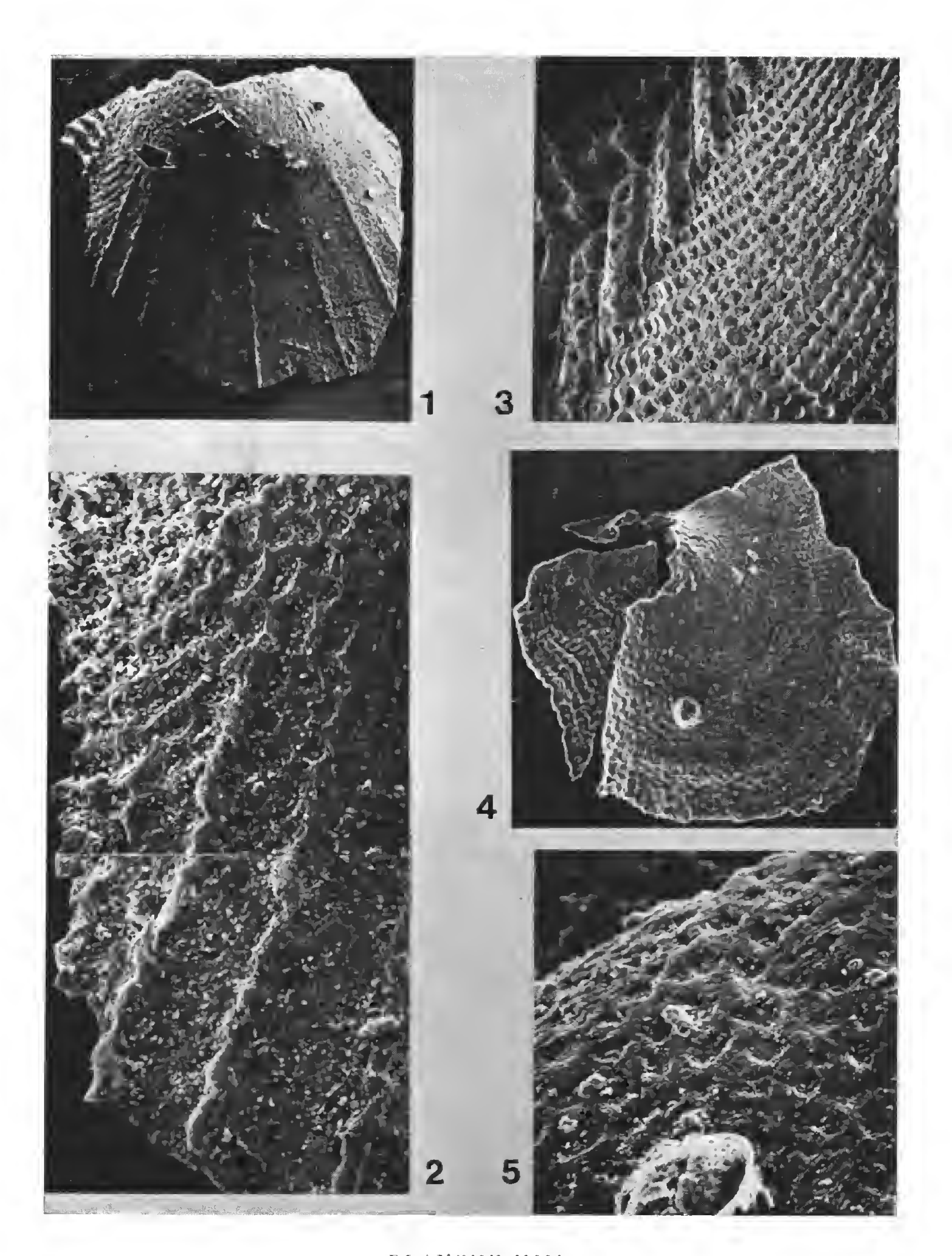


PLANCHE VIII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, nº 4 : 321-337.

Relations phylogénétiques des Poissons Eurypterygii non Acanthomorpha

par Mireille Gayet *

Résumé. — L'étude de la condition plésiomorphe ou apomorphe des différents caractères des Poissons Eurypterygii permet de définir leurs relations phylogénétiques : 1) la famille des Pharmacichthyidae représente le groupe-frère primitif des Ctenosquamata *sensu lato* définis par la disparition de l'ossification du cartilage de Meckel et l'apparition d'un méplat suboculaire ; 2) les Cténothrissiformes, désormais séparés des Pattersonichthyiformes, représentent le groupe-frère primitif des Ctenosquamata *sensu stricto* définis par la tendance à l'apparition d'épines aux nageoires impaires ; 3) les Pattersonichthyiformes et les Myctophiformes sont réunis dans le clan des Scopelomorpha, groupe-frère primitif des Acanthomorpha, qui sont caractérisés, entre autres, par la disparition de l'urodermal et des plaques dermiques caudales et l'apparition d'un complexe hémaxanal lié au développement d'épines vraies.

Abstract. — The study of the plesiomorph or apomorph condition of the different characters of Eurypterygii allows the definition of their phylogenetic relationships : 1) the family Pharmacichthyidae is the primitive sister-group of Ctenosquamata *sensu lato*, defined by the disappearance of ossification of Meckel's cartilage and the appearance of subocularshelf ; 2) the Ctenothrissiforms, hereafter separated from the Pattersonichthyiforms, are the primitive sister-group of Ctenosquamata *sensu stricto*, defined by a tendency to the appearance of spines on the impair fins ; 3) the Pattersonichthyiforms and the Myctophiforms are linked together in the sept Scopelomorpha, primitive sister-group of Acanthomorpha. The latter is mainly defined by the disappearance of the urodermal and of the caudal scutes and by the appearance of hemaxanal complex related to the development of true spines.

Introduction

L'étude anatomique des Poissons crétacés, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens, réalisée par M. Gaudant (1977 ; 1978*a b, c, d* ; 1979) et M. Gayet (1980*a, b, c, d*) nous permet d'avancer une hypothèse sur les relations phylogénétiques des différents groupes concernés et d'établir leur classification. Cette hypothèse, et la classification qui en découle, étant susceptible d'être réfutée lors de tests ultérieurs, j'ai évité de créer un nombre excessif de subdivisions nouvelles au sein des Eutéléostéens, utilisant au maximum celles déjà créées par les auteurs, principalement D. E. Rosen, en 1973. Par ailleurs, cet auteur, critiquant les méthodes employées jusqu'alors pour résoudre les problèmes de systématique,

* *Mireille Gayet (cf. Mireille Gaudant), Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris. L.A. 12 du CNRS.*

écrit (p. 507) que « la tendance a été de comparer les espèces de Béryciformes entre elles et avec des groupes plus primitifs, et non avec les Poissons plus évolués assemblés au sein des Perciformes. Parmi les auteurs récents, seul Patterson (1964) a fait quelques efforts pour comparer " upwards " [1] ».

La difficulté est, en effet, précisément de définir le terme « upwards ». Actuellement les taxons les plus évolués sont traditionnellement classés parmi les Perciformes, ce qui ne signifie en aucun cas que l'on ne puisse pas soulever d'hypothèses concernant les parentés phylogénétiques et l'origine de ce groupe.

Au Crétacé, aucun Perciforme ne semble être encore apparu et, quelles que soient les tendances évolutives ultérieures manifestées par les différents groupes représentés à cette époque, il doit être possible de préciser leur origine. C'est pourquoi j'ai scindé en deux la recherche des relations phylogénétiques des poissons étudiés : une première partie est consacrée à la recherche de l'origine du groupe considéré et à la détermination de sa nature monophylétique ; dans un deuxième temps, sont définies les tendances évolutives éventuelles des taxons et leurs relations avec les formes posterétacées.

I. — Essai de définition des relations phylogénétiques des Pharmacichthyidae

1. Hypothèse sur l'origine du groupe

En 1964, C. Patterson démontrait clairement la nécessité de créer la nouvelle famille des Pharmacichthyidae qu'il plaçait alors au sein des Béryciformes, près de la famille des Aipichthyidae. L'auteur suggéra ensuite (1968 : 97) une relation possible entre *Pharmacichthys* et les Lampridiformes ; ceux-ci seraient issus des Dinopterygoidei, parmi lesquels *Pharmacichthys* et *Aipichthys* seraient très proches des formes ancestrales de l'ordre des Lampridiformes. En 1969, dans un article en collaboration avec D. E. Rosen, C. Patterson confirmait l'hypothèse précédente, tout en reconnaissant que les différents représentants de cet ordre ne sont reliés entre eux que par une seule synapomorphie, sujette à contestation : l'hypurostégie des lépidotriches caudaux. En 1973, D. E. Rosen se réfère simplement à C. Patterson en ce qui concerne les relations phylogénétiques de ces deux genres.

Dans l'état de nos connaissances, la famille des Pharmacichthyidae est représentée par trois espèces : *P. venenifer* Woodward, 1942, *P. numismalis* Gayet, 1980*b*, du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban) et *P. judensis* Gayet, 1980*a*, de Ramallah (monts de Judée).

La famille des Aipichthyidae n'est également représentée qu'au Cénomanien par le genre *Aipichthys* connu par quatre espèces : *A. presiosus* Steindachner, de Comen (Yougoslavie), *A. minor* (Pictet) de Hakel et Hadjula (Liban), *A. velifer* Woodward et *A. oblongus* Gayet, de Hakel. Au Portugal, le genre voisin *Paraipichthys* n'est connu que par une seule espèce *P. lusitanicus* Gaudant.

1. « The tendency has been to compare beryciform species with one another and with more primitive groups and not with the more advanced fishes assembled in the Perciformes. Of recent authors, only Patterson (1964) has made some effort to compare « upwards ». »

L'étude anatomique détaillée de toutes ces espèces (M. Gaudant, 1978 ; M. Gayet, 1979*a*, *b* ; 1980*a*, *b*), montre que les Pharmacichthyidae et les Aipichthyidae diffèrent entre eux par de nombreux caractères spécialisés, et qu'il est, de ce fait, nécessaire de séparer phylogénétiquement les deux familles.

L'anatomie de *Pharmacichthys* étant jusqu'à présent mal connue, les différents caractères qui définissent ce genre ont généralement été interprétés soit comme des caractères primitifs empêchant de placer *Pharmacichthys* au sein des Perciformes, soit comme des caractères spécialisés interdisant de l'intégrer dans aucun des groupes de rang inférieur. Il s'agit donc de déterminer, à partir des caractères qui permettent de définir le genre *Pharmacichthys*, si ce genre est une forme hyperspécialisée, chez laquelle se sont produits de nombreux retours en arrière de caractères dont l'aspect primitif serait secondairement acquis, ou, au contraire, un genre qui s'est séparé très tôt des formes proches des Protacanthopterygii et a, de ce fait, conservé de nombreux caractères primitifs normalement disparus chez les stades plus élevés de la hiérarchie évolutive (tout en acquérant des caractères spécialisés propres). C'est ainsi que :

1. La présence, chez *Pharmacichthys*, d'un orbitosphénoïde est un caractère plésiomorphe qui se maintient chez les Béryciformes. Il disparaît chez certains groupes comme les Myctophiformes, les Percopsiformes, les Zéiformes et les Perciformes.

2. L'existence d'un vomer denté (caractère primitif) se retrouve chez certains Béryciformes (les dents cependant disparaissent totalement chez les Lissoberycinae et partiellement chez les Trachichthyinae).

3. La présence d'une ossification du cartilage de Meckel à la face interne du coronoïde, comme chez les Téléostéens primitifs, a été identifiée par C. Patterson (1970 : 221) chez le Salmoniforme *Gaudryella*, tandis que S. H. Weitzman la signalait chez les Stomiatoïdes (1974 ; 395). Elle disparaît ensuite.

4. L'entoptérygoïde denté se retrouve jusque chez les Polymixiidae et chez les Aipichthyidae. En revanche, les dents disparaissent chez les Percomorphes (Béryciformes *sensu stricto*, Perciformes).

5. La présence de deux supramaxillaires bien développés est un caractère plésiomorphe. La disparition du supramaxillaire antérieur ne sera observée que chez certains Cténosquamates comme les Myctophiformes, les Percopsiformes, les Zéiformes et enfin les Perciformes chez qui le supramaxillaire postérieur peut égalment disparaître.

6. Il paraît plus simple d'admettre qu'un prémaxillaire court, comme celui de mangeurs de coraux, ait pu se former directement à partir d'un prémaxillaire semblable à ceux des Salmoniformes sans processus articulaire ni processus postmaxillaire, plutôt que d'imaginer la régression de ces deux processus à partir d'un prémaxillaire de type Béryciforme. Chez *Pharmacichthys*, il est d'autant plus facile de considérer la structure de ce prémaxillaire comme primitive qu'il est associé à deux supramaxillaires très développés. Il rappelle celui des Cténothrissiformes et plus encore celui de *Pateroperca* (M. Gaudant, 1978*b* : fig. 6).

7. La présence d'épines neurales, dont les moitiés droites et gauches ne sont pas soudées entre elles, constitue incontestablement un caractère plésiomorphe chez les Eutéléostéens primitifs. Néanmoins, lorsque cette absence de soudure est observée, elle concerne

non seulement les épines neurales mais aussi les arcs neuraux. Parmi les Néotéléostéens, cette structure est encore présente chez les Stomiatoïdes (S. H. Weitzman, 1974 : 414) dont les arcs neuraux sont faiblement soudés aux centra correspondants. Par contre, chez *Pharmacichthys*, l'absence de fusion des moitiés droites et gauches ne semblent concerner que les épines neurales (des huit premières vertèbres abdominales), les arcs neuraux étant par ailleurs très largement soudés aux centra.

8. Si la présence d'épipleuraux se rencontre pratiquement à tous les niveaux de la classification, il n'en est pas de même des épineuraux qui disparaissent généralement chez les Acanthomorpha (on les connaît cependant chez *Antigonia* et *Pycnosteroides*).

9. Il n'y a aucune raison de supposer que les ancêtres de *Pharmacichthys* aient possédé des épines qui auraient régressé ultérieurement. Lors de l'examen des relations phylogénétiques des trois espèces de *Pharmacichthys* entre elles, nous avons vu que seule *P. numismalis*, plus spécialisée que les deux autres, tend à acquérir une première épine dorsale (M. Gayet, 1980*b*). Par ailleurs, si les épines étaient en voie de régression, celle-ci se produirait probablement aux deux nageoires impaires. A la nageoire anale, on constaterait alors la persistance d'un complexe hémaxanal chez les trois espèces, ce qui n'est pas le cas (*P. judensis*, plus primitive par certains caractères que les deux autres, n'en possède pas ; un contact a lieu chez *P. venenifer* et *P. numismalis* entre le premier axonoste proximal et l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale, mais sans aucun renforcement du premier axonoste proximal).

10. Des nageoires pelviennes subthoraciques sont connues au sein des Cténosquamates, chez les Pattersonichthyiformes, les Myctophiformes, certains Cténothrissiformes et chez les Percopsiformes.

11. Le squelette caudal axial de *Pharmacichthys* est caractérisé par la conservation de plusieurs traits plésiomorphes : ce sont :

— la présence d'un petit urodermal, élément qui disparaît chez tous les Paracanthoptérygiens et les Acanthoptérygiens ;

— la persistance de plaques dermiques dorsale et ventrale en avant des rayons marginaux, inconnues chez les groupes cités précédemment. On a également pu remarquer une tendance conduisant à leur disparition chez *Pharmacichthys* selon la séquence *P. judensis-P. venenifer-P. numismalis* (M. Gayet, 1980*a*) :

— la présence d'un second et d'un 4e hypural étroits, alors que chez les Cténosquamates on constate généralement que ces deux hypuraux sont au contraire plus larges, respectivement, que les 1er et 3e ;

— aucune réduction du nombre de lépidotriches n'est observable, *Pharmacichthys* possédant 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus.

12. Le contact entre pariétal et ptérotique au-dessus de la fosse posttemporale disparaît chez certains groupes comme les Cténothrissiformes et les Percopsiformes. Chez les Béryciformes, nous avons vu que ce contact existe encore, bien que très réduit. Chez les Perciformes, l'absence de contact n'est pas constante, mais les familles présentant ce contact, comme les Chaetodontidae par exemple, ont une crête sagittale très développée, qui tend à s'immiscer non seulement entre les pariétaux mais aussi entre les parties postérieures des frontaux. Dès lors, repoussés latéralement par le supraoccipital, les pariétaux viennent

secondairement en contact avec les ptérotiques. Chez *Pharmacichthys*, il est difficile de décider *a priori* si ce caractère représente un état apomorphe ou plésiomorphe ; en effet, si le supraoccipital sépare les pariétaux, il ne s'immisce pas réellement entre les frontaux. Néanmoins, la crête supraoccipitale connaît un développement suffisant pour considérer que le contact pariéto-ptérotique est secondairement acquis.

13. L'absence de méplat suboculaire chez les Percopsiformes a été interprétée par D. E. Rosen & C. Patterson (1969 : 380) dans le sens d'une régression, bien que le premier représentant de ce groupe, *Sphenocephalus*, n'en possède pas. Le problème sera réenvisagé lors de l'étude phylogénétique des Paracanthoptérygiens. Dans le cas de *Pharmacichthys*, il n'y a aucune raison d'imaginer une quelconque régression de cette partie osseuse puisque aucun indice ne permet de supposer sa présence primitive.

14. Une distinction entre prédorsaux et supraneuraux a été discutée par D. E. Rosen & C. Patterson (1969 : 380) pour l'ordre des Percopsiformes, et contestée à propos de l'étude sur *Omosomopsis* par M. Gaudant (1978*c* : 97). Dans le cas de *Pharmacichthys*, le premier élément précédant la nageoire dorsale semble, en fait, composé de trois ou quatre constituants visibles à sa partie supérieure élargie (M. Gayet, 1980*b*, fig. 17) : il descend très bas jusqu'aux vertèbres et semble correspondre plutôt à un supraneural qu'à un prédorsal. Par sa morphologie, il rappelle les supraneuraux spécialisés observés par S. H. Weitzman chez *Argyropelecus* (1974, fig. 85), et ne correspondrait donc pas au développement de prédorsaux.

15. Supraorbital et antorbital sont absents chez *Pharmacichthys*. Le premier de ces os est encore présent chez les Cténothrissiformes (M. Gaudant, 1978 : 18) mais disparaît chez les Pattersonichthyiformes et chez les Myctophiformes. L'antorbital, encore présent chez tous ces groupes, disparaît au sein des Béryciformes, chez les Trachichthyidae et ce, dès le Crétacé. *Pharmacichthys* apparaît donc comme très spécialisé au niveau de ce caractère.

16. Lors de l'étude du ptérotique, il est apparu que cet os, formé chez tous les Poissons étudiés dans ce mémoire par la fusion de ses composants dermique et enchondral, semble présenter une forme caractéristique dans chacun des clades considérés. Ainsi, chez *Pharmacichthys*, la gouttière supérieure du ptérotique qui abrite le canal sensoriel venant du supratemporal est entièrement fermée. Le canal sensoriel pénètre dans le ptérotique par un pore postérieur ovale et prend place dans un tube fermé qui s'ouvre à l'avant par un pore circulaire dirigé vers le frontal. Une branche du canal sensoriel est orientée vers la fosse posttemporale et sort par un large pore circulaire situé sur le mur latéral de cette fosse. Enfin, la branche sensorielle qui se dirige vers le préopercule sort du ptérotique par un pore allongé situé à mi-hauteur de l'os. Par ailleurs, le mur latéral externe de la fosse posttemporale entre en contact, sur une faible largeur, avec le pariétal.

Si le canal sensoriel court dans un tube fermé chez les Eutéléostéens (dont les deux composants dermique et enchondral ne sont pas soudés), on constate une structure en gouttière chez *Nematonotus* (*N. bottae*) (genre aulopoïde, placé jusqu'ici par erreur dans les Myctophiformes), chez les Pattersonichthyiformes et les Cténothrissiformes. Chez *Pateroperca* (M. Gaudant, 1978*b*, fig. 2), des ponts osseux séparent la sortie des ramifications sensorielles se dirigeant vers les frontaux et les pariétaux (le pore allongé est unique pour

les deux branches). Il est donc probable que le passage du canal sensoriel dans une étroite gouttière, entièrement ouverte, soit un caractère plésiomorphe pour les Néotéléostéens.

17. Le nombre réduit de vertèbres (10 + 16) de *Pharmacichthys* ne se retrouve que chez les Percomorphes. En effet, les autres Cténosquamates ont un nombre de vertèbres voisin de 30. D'après R. C. Baird (1971), *Sternoptyx* (Stomiatoïde) possède seulement 28 vertèbres ; mais il faut cependant remarquer que ce nombre réduit est occasionnel au sein de ce groupe dont le nombre de vertèbres varie généralement entre 40 et 46.

18. Il a déjà été signalé (M. Gayet, 1980*b*) que les arcs neuraux et hémaux ne sont pas autogènes mais largement soudés aux centra. S. J. Zehren (1979) considère que, à part quelques exceptions (il signale le cas de *Chlorophtalmus*), seuls les Percomorphes ne présentent pas d'arcs neuraux autogènes (à l'exception du premier).

19. Les processus transverses sont bien développés sur toutes les vertèbres abdominales de *Pharmacichthys*, mais les côtes s'articulent directement aux centra. La présence de processus transverses sur toutes les vertèbres ne s'observe que chez les Néotéléostéens.

20. Les côtes, très longues, atteignant la ligne ventrale du corps, sont également connues dans certains groupes comme les Clupéiformes.

21. Sauf chez certains Percopsiformes actuels, comme les Amblyopsidae, et chez certains Perciformes, le nombre des lépidotriches pelviens n'est jamais inférieur à sept. *Pharmacichthys*, avec ses six rayons pelviens, paraît donc très spécialisé.

22. Le mésocoracoïde est absent chez *Pharmacichthys* comme chez tous les Eurypterygii (à l'exception des Aulopoidei). On peut noter à ce sujet que *Nematonotus*, placé jusqu'à présent dans les Myctophiformes, possède un mésocoracoïde bien développé. Quant au mésocoracoïde des Stomiatoïdes, il est, d'après S. H. Weitzman, toujours réduit.

23. Présente chez les Myctophiformes et les Percopsiformes (et peut-être chez les Pattersonichthyiformes (M. Gaudant, 1978*a* : 118)), la nageoire adipeuse est constamment absente chez les Cténothrissiformes, les Polymixiiformes et les Percomorphes. Elle peut parfois manquer au sein de groupes tels que les Stomiatoïdes, puisque *Araiophos* et *Sonoda* en sont dépourvus (S. H. Weitzman, 1974, fig. 4 et 9). Elle est absente chez *Pharmacichthys*.

24. Les bases des lépidotriches caudaux, profondément divisés, embrassent fortement la partie postérieure des éléments du squelette caudal axial. Cependant, cette hypurostégie existe également chez de nombreuses autres formes (E. & Y. Le Danois, 1964) mais, contrairement à ce que pensent ces auteurs, ce caractère semble n'avoir qu'une signification de morphologie fonctionnelle et il apparaît à différents niveaux de la classification.

25. Bien que le nombre de rayons branchiostèges soit relativement variable au sein d'un même groupe (D. E. McAllister, 1968), *Pharmacichthys*, avec ses huit rayons branchiostèges, est plus spécialisé que les Cténothrissiformes (9) et moins que les Béryciformes (7).

26. A côté des caractères plésiomorphes cités précédemment, le squelette caudal de *Pharmacichthys* présente une soudure entre le stégural et le complexe uroterminal. Une telle soudure se retrouve au sein de certains Aulopiformes tels que *Enchodus* (lequel diffère néanmoins par la présence de deux épuraux seulement).

27. Le développement d'une crête sagittale est un caractère apomorphe apparaissant au sein des Acanthomorpha. Cette crête peut prendre trois formes : 1) en lame de couteau sans renflement ; 2) en lame à renflement central ; 3) en aiguillon. Parmi les crêtes sagittales en lame de couteau, il faut distinguer celles résultant d'un seul centre d'ossification (supraoccipital) comme chez le Trachichthyidae *Acrogaster*, et celles formées par plusieurs centres d'ossification (supraoccipital + frontal + mésethmoïde) comme chez *Aipichthyoides* et les Carangidae par exemple. Ce dernier type de crête, qui nécessite pour sa formation trois centres d'ossification différents, paraît plus spécialisé qu'une crête en aiguillon nécessitant un seul centre d'ossification. Dans le cas de *Pharmacichthys*, la crête sagittale serait donc un caractère plésiomorphe (au sein du caractère « apparition d'une crête »). Toutefois, chez *P. numismalis*, elle présente en outre une apomorphie constituée par sa pédonculisation, sa partie postéro-inférieure perdant tout contact avec le crâne.

28. La courbure du parasphénoïde en S semble due à un certain allongement du museau vers l'avant. Cette courbure est plus accentuée chez *Pharmacichthys venenifer* où la bouche est nettement plus terminale. Néanmoins, ce caractère est présent chez d'autres formes comme *Cyttus* (Zeidae) où existe également une bouche terminale et protractile. (Cependant, il n'existe pas chez toutes les formes à mâchoire protractile.)

29. Les plaques mésiales des axonostes des nageoires dorsale et anale présentent des indentations qui s'emboîtent les unes dans les autres. Ce caractère, très spécialisé, se retrouve également chez des groupes aussi différents que les Pycnodontes, les Zéiformes et les Perciformes.

30. Le développement exagéré des axonostes distaux des nageoires dorsale et anale semble être un caractère propre à *Pharmacichthys*. On le retrouve cependant chez un Stomiatoïde très spécialisé : *Sternoptyx* (S. H. Weitzman, 1974 : 422).

31. Les articles du premier rayon articulé, très long, de la nageoire dorsale, sont séparés par des lignes obliques et sigmoïdes. Cependant, une observation similaire peut être faite sur le plus grand lépidotriche de la nageoire dorsale de *Nematonotus longispinus*.

32. La bouche, petite, terminale, est le résultat d'une adaptation morpho-fonctionnelle.

33. Parmi tous les caractères qui définissent le genre *Pharmacichthys*, le processus qui, issu de la région ptérygo-carrée, s'articule avec l'ethmoïde latéral est probablement le trait le plus remarquable de l'anatomie de ce genre. Nous avons vu que ce processus semble avoir deux origines différentes selon les espèces : une origine ectoptérygoïdienne (*P. venenifer* et *P. numismalis*), ou une origine métaptérygoïdienne (*P. judensis*), ce qui interdit de placer les trois espèces sur une même lignée. La recherche de ce caractère au sein d'autres groupes sera faite ci-après.

34. Le coracoïde de *Pharmacichthys* est caractérisé par le développement remarquable de son processus antérieur. Ce caractère spécialisé se retrouve cependant dans d'autres groupes tels que les Acanthuridae (*Acanthurus*), les Zéiformes (*Antigonia*), les Zanclidae (*Zanclus*).

35. Le cleithrum de *Pharmacichthys* est caractérisé par un développement très marqué de la pointe dorsale de sa branche supérieure au niveau du bourrelet. Ce caractère, qui ne semble présenter aucune signification d'un point de vue morpho-fonctionnel, se retrouve chez les Carangidae.

36. La suture en zigzag entre les cératohyaux 1 et 2 est un caractère apomorphe que l'on retrouve chez les Balistes.

37. Enfin, le développement de crochets le long du bord antérieur du premier rayon des nageoires dorsale, anale et pelviennes, est une spécialité que l'on retrouve soit chez des larves telles que les Acanthuridae (M. Weber, 1913) ou les Holocentridae (T. W. McKenney, 1959), soit chez des adultes tels que *Barbus* (Cyprinodontiforme) ou *Monacanthus* (Plectognathe). Cependant, chez ces genres les crochets se situent sur le bord postérieur de l'épine dorsale. Par contre, J. Tyler, étudiant les Plectognathes de l'Éocène inférieur de Monte Bolca (Italie), note (1973*a* et *b*) la présence de crochets soit le long du bord antérieur de la première épine dorsale (chez *Spinacanthus cuneiformis*), soit le long du bord ventral de l'épine pelvienne (chez *Eoplectus bloti*).

Si l'on essaie de placer *Pharmacichthys* sur le diagramme phylogénétique des Eutéléostéens représenté par D. E. Rosen (1973, fig. 129), on arrive aux conclusions suivantes : il est impossible de placer *Pharmacichthys* au sein des Acanthomorpha en raison de l'absence, chez ce genre, des trois apomorphies suivantes : complexe hémaxanal, disparition de l'urodermal et des plaques dermiques dorsale et ventrale ; et ce, malgré la réduction du nombre de vertèbres et de lépidotriches pelviens et le développement d'une crête supraoccipitale.

Ce genre ne peut pas s'intégrer parmi les Cténosquamates (Acanthoptérygiens + Myctophiformes) en raison de l'absence de deux apomorphies qui caractérisent ce groupe : processus articulaire et processus postmaxillaire du prémaxillaire ; épines (ou tendance au développement d'épines) aux nageoires impaires.

Enfin, *Pharmacichthys* ne peut pas être placé dans le groupe « Cténosquamates + Cténothrissiformes » puisqu'il ne possède pas les apomorphies suivantes : méplat suboculaire, prédorsaux, disparition du cartilage de Meckel, soudure des épines neurales des vertèbres abdominales.

Par contre, *Pharmacichthys* a, en commun avec ce groupe, la réduction du nombre des vertèbres (caractères que ne possèdent pas les autres Néotéléostéens).

On peut donc remarquer que seuls deux caractères primitifs *conservés* par *Pharmacichthys* empêchent de placer ce genre au sein des Eurypterygii (D. E. Rosen, 1973 = Cténosquamates + Cyclosquamates) :

— la présence d'une ossification du cartilage de Meckel,

— l'absence de soudure des épines neurales des vertèbres abdominales.

Dès lors, l'origine de *Pharmacichthys* se situerait au voisinage des Stomiatoïdes. D'après D. E. Rosen (1973 ; 505), les Stomiatoïdes diffèrent des Salmoniformes et ressemblent aux Néotéléostéens par deux caractères en rapport avec la musculature et par la possession « chez quelques membres de l'ensemble gonostomatid-sternoptychid » de processus ascendant et articulaire du prémaxillaire. Or S. H. Weitzman ne décrit ni ne mentionne de tels processus chez les Stomiatoïdes (1974).

Il est remarquable de constater que plusieurs caractères spécialisés existant chez *Pharmacichthys* se retrouvent chez certains membres des Stomiatoïdes ; c'est ainsi que l'on peut observer (S. H. Weitzman, 1974) :

— une tendance au développement du corps en hauteur chez *Sternoptyx* (p. 359) ;

— un étirement de l'ectoptérygoïde dont la pointe antérieure se rapproche de l'ethmoïde latéral (chez *Sternoptyx* également, p. 359) ;

— un élargissement du coracoïde chez *Danaphos* (p. 438) ;

— une hypurostégie des rayons caudaux chez *Maurolicus* (p. 426) ;

— un supraneural spécialisé chez *Argyropelecus* (p. 420) ;

— 28 vertèbres seulement chez *Sternoptyx* (d'après R. C. Baird, 1971) ;

— les premières épines neurales des vertèbres abdominales encore séparées, alors que les arcs neuraux correspondants marquent une tendance à se souder aux centra ;

— des axonostes distaux très hauts chez *Sternoptyx* (p. 422) ;

— 6 lépidotriches seulement aux nageoires pelviennes chez *Sonoda* (p. 443).

On constate, par conséquent, que tous ces caractères spécialisés ne sont qu'occasionnels au sein des Stomiatoïdes et ne peuvent pas être considérés comme des synapomorphies.

Dans un premier temps, il semble donc possible de placer *Pharmacichthys* au voisinage des Stomiatiformes, avant la séparation des Aulopiformes. *Pharmacichthys* se serait ensuite spécialisé en acquérant certains caractères connus également chez d'autres groupes de Néotéléostéens (développement d'une crête sagittale, perte de dents maxillaires, etc.) dont la plupart sont très probablement des adaptations morpho-fonctionnelles.

2. Hypothèses relatives à la descendance

Le fait que l'origine de *Pharmacichthys* se situe probablement avant celle des Eurypterygii ne doit pas *a priori* exclure nécessairement l'existence de relations phylogénétiques entre ce genre et plusieurs groupes, parmi lesquels les Lampridiformes (dont *Pharmacichthys* avait été considéré comme une forme ancestrale) et certains Perciformes (le polyphylétisme de ce dernier ordre étant désormais admis par bon nombre d'auteurs).

Parmi tous les caractères qui définissent *Pharmacichthys*, le processus qui, issu de la région ptérygo-carrée, s'articule avec l'ethmoïde latéral a retenu particulièrement notre attention (M. Gayet, 1979*b*). En effet, la recherche systématique de ce caractère chez d'autres genres a permis une comparaison intéressante avec plusieurs familles : les Carangidae, les Veliferidae et les Balistidae. Cependant, seuls les représentants de la famille des Carangidae présentent un ectoptérygoïde qui s'articule avec l'ethmoïde latéral, soit indirectement par un processus cartilagineux comme chez *Caranx* (M. Gayet, 1979*b*, fig. 3), soit directement comme chez *Scyris* (*ibid.*, fig. 4, 5). Chez *Velifer* (Veliferidae) un processus osseux situé en position identique à celle du processus cartilagineux de chez *Caranx* semble appartenir au dermopalatin (*ibid.*, fig. 7). Chez *Euxiphipops* (Balistidae), l'ectoptérygoïde passe au-dessus de l'entoptérygoïde mais n'a « plus » de contact avec l'ethmoïde latéral situé en position très avancée par suite de l'allongement excessif du museau (*ibid.*, fig. 6).

Un second caractère qui a retenu notre attention est la morphologie du ptérotique. En effet, nous avons déjà signalé (p. 325) que cet os pouvait se différencier selon les clades considérés. M. Gayet (1979*a*) a montré que les ptérotiques de *Caranx* (fig. 12) et de *Scyris* (fig. 13) présentent une morphologie similaire à celle décrite chez *Pharmacichthys* (*ibid.*, p. 316, fig. 1) et proche de celle de *Velifer*.

La comparaison réalisée entre les Pharmacichthyidae et les Carangidae (M. Gayet, 1979*a* et *b*) conduit à la conclusion que les caractères spécialisés communs entre ces deux familles pourraient ne représenter, au moins pour certains d'entre eux, que de simples convergences adaptatives. Néanmoins, les Carangidae sont les seuls à présenter une articulation entre ectoptérygoïde et ethmoïde latéral.

En 1964, C. Patterson suggérait une filiation possible entre *Pharmacichthys* et les Acanthuridae, en se fondant essentiellement sur le fait que *Pharmacichthys* ressemble beaucoup à une larve d'Acanthuridae par ses premiers rayons des nageoires dorsale, anale et pelviennes, tous porteurs de crochets. Nous avons vu cependant (M. Gayet, 1979*b* : 336), que l'étude de la région palato-carrée d'*Acanthurus* ne rappelle en rien ce que l'on observe chez *Pharmacichthys*. Il est par ailleurs peu probable que les Balistes puissent dériver des Acanthuridae comme on l'a fréquemment supposé (C. Patterson, 1964 : 402).

L'existence d'une parenté phylogénétique entre *Pharmacichthys* et le sous-ordre des Balistoidei, a été rejetée par C. Patterson en 1968, en se fondant sur la présence (chez le premier) et l'absence (chez les seconds) d'une hypurostégie des rayons caudaux. Néanmoins, nous avons vu (M. Gayet, 1979*b* : 332) que l'ectoptérygoïde des Balistes présente une forme étroite (et non en croissant) passant à l'extérieur du dermopalatin et, bien qu'il n'existe pas de contact entre cet os et l'ethmoïde latéral, sa configuration rappelle étrangement celle connue chez *Pharmacichthys* et les Carangidae où un tel contact est présent.

D'autres spécialisations rapprochent *Pharmacichthys* de *Rhinecanthus* ; ce sont :

— la tendance du parasphénoïde à se développer vers le haut (tendance très légère chez *Pharmacichthys* et très marquée chez *Rhinecanthus*) ;

— le développement d'une lame osseuse à l'avant du processus antérieur descendant de l'hyomandibulaire (l'hyomandibulaire présentant par ailleurs, dans les deux cas, une double tête articulaire) ;

— le développement d'une suture en zigzag entre les deux cératohyaux ;

— la tendance à l'imbrication des lames mésiales des axonostes proximaux (ce caractère est également présent chez des formes comme *Zanclus* ou *Antigonia*).

Il faut cependant remarquer que *Rhinecanthus*, bien que hautement spécialisé, présente un complexe hémaxanal relativement faible, sans crochet, rappelant les formes les plus évoluées de *Pharmacichthys* (*P. numismalis*). Quant à « l'épine pelvienne » de *Rhinecanthus*, il s'agit d'un lépidotriche articulé (M. Gayet, 1979*b*, fig. 15) comme chez *Pharmacichthys*.

3. **Conclusions**

1. Le point de vue classique qui consistait à placer *Pharmacichthys* au sein des Béryciformes (considérés comme un groupe monophylétique placé au sein des Percomorphes) est à rejeter.

2. L'opinion de C. Patterson (1968), selon laquelle *Pharmacichthys* serait le plus ancien Lampridiforme connu, ne peut pas être éliminée définitivement. La comparaison de ce genre avec *Velifer* (forme la plus généralisée des Lampridiformes) a montré que la position de l'ectoptérygoïde et du dermopalatin par rapport à l'ethmoïde latéral pouvait être com-

parée à celle connue chez *Pharmacichthys*. Aucune autre synapomorphie ne peut être décelée (si ce n'est l'hypurostégie). En conséquence, il paraît préférable d'abandonner momentanément l'hypothèse selon laquelle *Pharmacichthys* pourrait se situer à la base de la lignée des Lampridiformes.

3. Il semble possible de placer *Pharmacichthys* au voisinage de la séparation des Eurypterygii (D. E. Rosen, 1973 : 508) en se fondant sur la conservation chez *Pharmacichthys* de deux caractères primitifs disparus chez tous les Eurypterygii : l'ossification du cartilage de Meckel et l'absence de fusion des composants droits et gauches des épines neurales des premières vertèbres abdominales.

4. Après cette séparation, *Pharmacichthys* a évolué pour son propre compte, acquérant certaines spécialisations (développement d'une crête sagittale, allongement du museau, réduction du nombre des vertèbres...) que l'on retrouve chez différents groupes de Néotéléostéens.

5. La recherche de synapomorphies conduit à rapprocher *Pharmacichthys* des Carangidae à partir des caractères suivants :

— présence d'une articulation entre l'ectoptérygoïde et l'ethmoïde latéral (par l'intermédiaire ou non d'un processus),
— « fermeture » de la gouttière du ptérotique,
— allongement de la pointe supérieure du cleithrum,
— hypurostégie des lépidotriches caudaux (argument secondaire).

Pharmacichthys, enfin, peut être rapproché des Balistes à partir des caractères spécialisés suivants :

— développement de l'ectoptérygoïde vers l'ethmoïde latéral (mais le contact n'existe pas),
— tendance au développement du parasphénoïde vers le haut,
— présence d'une suture en zigzag entre les deux cératohyaux.

Malgré le hiatus important existant entre *Pharmacichthys* et les deux groupes cités (Carangidae et Balistidae), et si aucun argument ultérieur ne vient contredire ces hypothèses de filiation, force serait alors de supposer que certains groupes de « Perciformes » ont dû se détacher précocement de leur groupe ancestral.

II. — Essai de définition des relations phylogénétiques des Ctenosquamata (*sensu lato*)

En 1973, D. E. Rosen appelait Ctenosquamata l'ensemble des deux clans Acanthomorpha et Scopelomorpha (p. 508), les Cténothrissiformes, entièrement fossiles, étant situés à la limite des deux clans. C'est l'ensemble de ces deux clans que nous appelons ici les Ctenosquamata *sensu stricto*. Plaçant les Cténothrissiformes en dehors de cet ensemble, les Ctenosquamata *sensu lato* représenteront les Ctenosquamata *sensu stricto* + les Cténothrissiformes.

Au sein des Ctenosquamata *sensu lato*, les Cténothrissiformes représentent donc le groupe-frère primitif de tous les autres (Ctenosquamata *s.s.*). Ces derniers possèdent, en effet, les synapomorphies suivantes :

— tendance à l'apparition d'épines aux nageoires dorsale, anale et pelviennes. Il a été démontré (M. GAUDANT, 1977 et 1978*a*) que tous les rayons des nageoires dorsale et anale possèdent chez les Cténothrissiformes une même articulation avec présence d'axonoste distal. Chez les Ctenosquamata *s.s.*, les premiers rayons ont une articulation différente qui se fait directement avec les axonostes proximaux, ce qui a été interprété comme une structure engagée dans le sens d'une différenciation en véritables épines.

— disparition du supraorbital (M. GAUDANT, 1978*a* : 119) ;

— tendance au développement du processus postmaxillaire du prémaxillaire lié à l'allongement du processus alvéolaire de cet os.

Les Cténothrissiformes, qui ne possèdent pas les trois synapomorphies citées précédemment, vont cependant se spécialiser par les caractères suivants :

— tendance à l'avancement plus ou moins net des nageoires pelviennes,

— tendance à l'ouverture de la fosse posttemporale,

— disparition de la nageoire adipeuse.

Il faut noter que tous ces caractères se retrouveront, à un degré plus ou moins avancé, chez les Ctenosquamata *sensu stricto*.

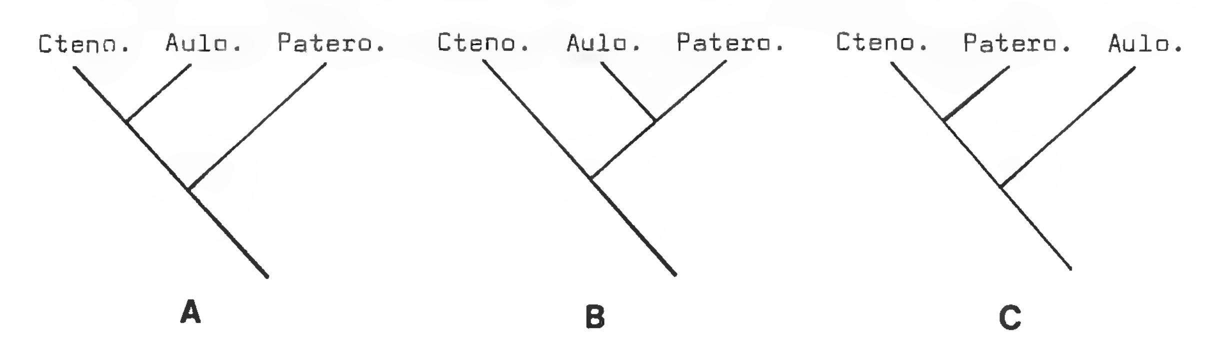
La famille des Pateropercidae, créée (M. GAUDANT, 1978*b*) à partir du genre *Pateroperca* Woodward, ne peut pas être placée dans les Ctenosquamata *sensu stricto* puisque ne présentant pas leurs synapomorphies. Par contre, elle possède les synapomorphies des Ctenosquamata *sensu lato*, à savoir :

— la disparition de l'ossification du cartilage de Meckel,

— le développement d'un méplat suboculaire,

— la fusion des épines neurales des vertèbres abdominales.

Dès lors, rien n'empêche de placer les Pateropercidae dans l'ordre des Cténothrissiformes. Cet ordre comprenait deux familles : les Ctenothrissidae et les Aulolepidae. Trois solutions, quant à leur relations phylogénétiques, peuvent être envisagées :



A. La famille des Pateropereidae représente le groupe-frère primitif des Ctenothrissidae + Aulolepidae.

B. Les deux familles Pateropereidae et Aulolepidae représentent le groupe-frère des Ctenothrissidae.

C. La famille des Aulolepidae représente le groupe-frère des deux autres familles réunies.

On constate que pour les cas B et C, il est nécessaire de faire apparaître deux fois (chez les Aulolepidae et chez les Ctenothrissidae) le caractère de séparation des pariétaux. En A, aucun parallélisme n'est observable et par conséquent cette solution sera adoptée, c'est-à-dire qu'à partir du stock ancestral des Cténothrissiformes, les Aulolepidae et les Ctenothrissidae vont marquer une tendance à la séparation des pariétaux. Cette tendance, jamais totale dans ce groupe, sera cependant plus accentuée chez les Ctenothrissidae.

De son côté, *Pateroperca* va se spécialiser fortement en acquérant des caractères que l'on retrouvera par ailleurs chez les Ctenosquamata *s.s.* ; ce sont :

— disparition de l'antorbital,

— tendance à la disparition, par fusion aux frontaux, des supraorbitaux,

— disparition des plaques dermiques dorsale et ventrale de la nageoire caudale,

— diminution du nombre de rayons branchiostèges,

— diminution du nombre de lépidotriches pelviens,

— apparition d'une nageoire caudale en palette.

Les Ctenothrissidae sont séparés des Aulolepidae sur la base des synamorphies suivantes :

— séparation plus importante des pariétaux,

— apparition d'écailles cténoïdes,

— avancement des nageoires pelviennes en position thoracique et fixation à la ceinture cleithrale,

— allongement des lépidotriches des nageoires dorsale, anale et pelviennes.

Les Aulolepidae sont spécialisés (d'après C. Patterson, 1964 : 262) par :

— la proximité du foramen de l'artère orbitale et de l'ouverture postérieure de la *pars jugularis*,

— l'absence de contact médian entre les supratemporaux,

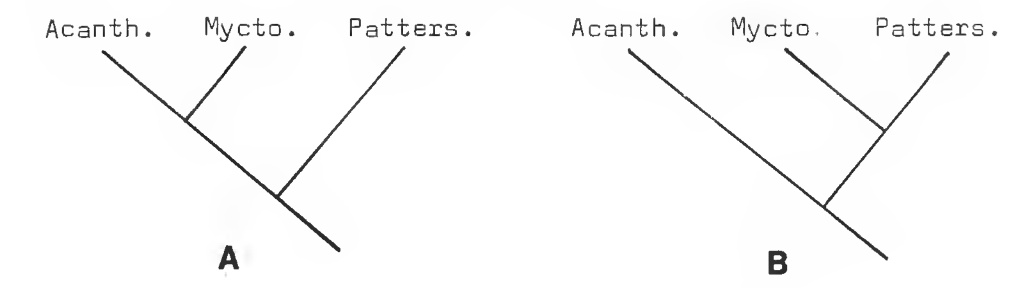
— les condyles exoccipitaux plus grands et plus saillants.

Les Ctenothrissidae sont représentés par deux genres, *Ctenothrissa* Woodward et *Heterothrissa* M. Gaudant, qui se séparent sur la base des synapomorphies suivantes :

— courbure du parasphénoïde et massivité du processus ascendant du prémaxillaire chez *Ctenothrissa*,

— forme des dents de la mâchoire et disparition du stylet osseux pelvien chez *Heterothrissa*.

Au niveau des Ctenosquamata *s.s.*, deux solutions apparaissent possibles :



A. Les Pattersonichthyiformes représentent le groupe-frère des Myctophiformes + Acanthomorpha (les Scopelomorpha seraient alors un groupe paraphylétique). La seule synapomorphie qui relierait alors Myctophiformes et Acanthomorpha serait la disparition des dents sur le bord alvéolaire du maxillaire (caractère qui peut cependant apparaître chez d'autres familles, telles que les Aulolepidae ou les Pharmacichthyidae, mais ne possédant pas la synapomorphie des Ctenosquamata *s.s.*). Il est donc alors nécessaire de faire apparaître parallèlement chez les Myctophiformes et chez les Pattersonichthyiformes plusieurs caractères qui deviennent des synapomorphies dans l'hypothèse suivante (B).

B. Les Pattersonichthyiformes et les Myctophiformes représentent le groupe-frère primitif (= Scopelomorpha) des Acanthomorpha. Les synapomorphies qui les relient sont :

— disparition de l'orbitosphénoïde,

— tendance à la fermeture de la fenêtre pour l'artère hyoïdienne du cératohyal distal.

D'autres caractères de moindre importance (apparemment) dénotent des relations phylogénétiques étroites entre représentants des Scopelomorpha et ont trait principalement à la mandibule :

— un canal mandibulaire ouvert sur la majeure partie du dentaire puis fermé ensuite sur la partie postérieure de cet os et sur l'angulaire, et communiquant alors avec l'extérieur par plusieurs pores,

— un processus alvéolaire faisant un rebord osseux continu vers l'extérieur,

— l'absence de concavité le long de ce rebord pour l'insertion des muscles de la lèvre (concavité présente chez les Cténothrissiformes).

En conséquence, il semble préférable de considérer, contrairement à ce que j'ai écrit (M. Gaudant, 1979 : 1048), que les Pattersonichthyiformes et les Myctophiformes sont réunis en un clan des Scopelomorpha, groupe-frère primitif des Acanthomorpha.

Au sein des Scopelomorpha, les Pattersonichthyiformes vont se différencier par :

— la tendance à l'avancement des nageoires pelviennes en position subabdominale,

— la tendance à la disparition des plaques dermiques caudales,

— la diminution du nombre de prédorsaux (de 4 à 3).

Les Myctophiformes vont se spécialiser par :

— le développement du prémaxillaire qui exclut totalement le maxillaire de la mâchoire,

— la fermeture complète de la fenêtre pour le passage de l'artère hyoïdienne du cératohyal distal.

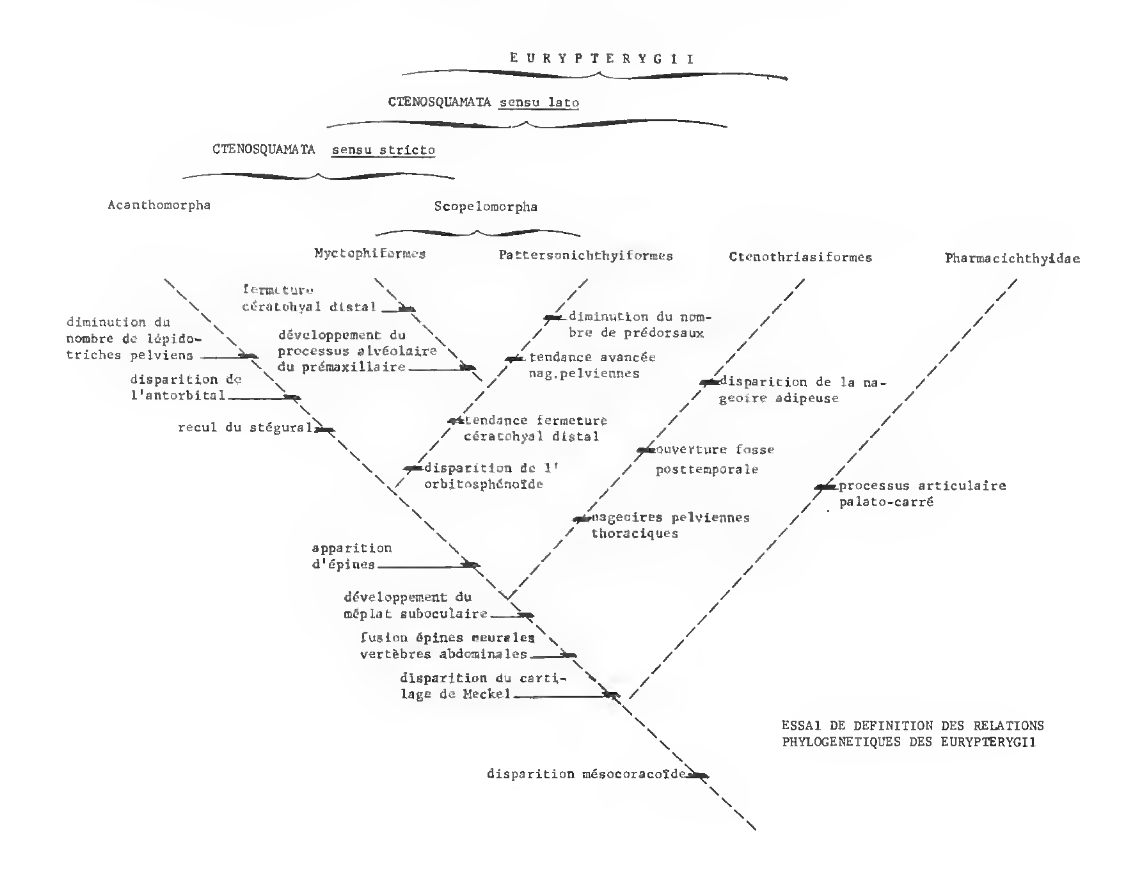
La phylogénie des Acanthomorpha sera revue lors de l'étude des formes sénoniennes de Sahel-Alma (Liban). D'ores et déjà, la séparation de ce clan semble pouvoir être fondée sur les synapomorphies suivantes :

— disparition de l'urodermal,

— disparition définitive des plaques dermiques dorsale et ventrale de la nageoire caudale,

— apparition d'une crête supraoccipitale,

— apparition d'épines vraies aux nageoires dorsale et anale et formation pour cette dernière d'un complexe hémaxanal résultant de la fusion de plusieurs axonostes qui prennent appui sur l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale.



ESSAI DE DEFINITION DES RELATIONS PHYLOGENETIQUES DES EURYPTERYGII

En conclusion, le genre *Pharmacichthys*, placé par les auteurs dans les Béryciformes, doit être séparé de tous les autres Eurypterygii et peut se situer à l'origine de deux groupes de Perciformes : les Carangidae et les Balistes.

Les Cténothrissiformes, limités à la seule famille des Ctenothrissidae, sont les « derniers » représentants ne possédant pas originellement d'épines aux nageoires dorsale et anale.

Les Cténosquamates *sensu stricto*, caractérisés par l'apparition d'épines aux nageoires dorsale et anale, se divisent en deux groupes : les Acanthomorpha (non étudiés ici) et les Scopelomorpha. Au sein de ce dernier groupe, la disparition des dents sur le maxillaire représente le caractère décisif de leur séparation avec les Pattersonichthyiformes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baird, R. C., 1971. — The systematics, distribution, and zoogeography of the marine hatchetfishes (family Sternoptychidae). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **142** (1) : 1-128.

Gaudant, M., 1977. — Sur la découverte dans le Crétacé de Laveiras (Portugal), du plus ancien Zéiforme connu. *Géobios*, n° 10 (fasc. 3) : 487-488, Lyon.

— 1978*a*. — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons téléostéens) du Cénomanien du Liban. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, Sc. de la Terre, **41** : 124 p., 57 fig., 10 tabl., 10 pl.

— 1978*b*. — Nouvelles observations sur l'anatomie et sur la position systématique d'un poisson téléostéen du Cénomanien du Liban *Pateroperca* Woodward. *Géobios*, n° 11 (fasc. 2) : 189-211, 10 fig., 2 pl., Lyon.

— 1978*c*. — Contribution à la révision des poissons crétacés du Jbel Tselfat (Maroc). Première partie : Les Acanthoptérygiens. *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, **39** (272) : 79-123, 21 fig., 3 pl.

— 1978*d*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Première partie : les « Acanthoptérygiens ». *Comun. Servs geol. Port.*, **43** : 105-149, 25 fig., 3 pl., Lisboa.

— 1979. — Recherches sur les relations phylogénétiques de certains Poissons Eurypterygii du Crétacé de la Mésogée occidentale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 1047-1050, 1 tabl.

Gayet, M., 1979*a*. — Sur les ptéroptiques de certains Poissons Eurypterygii et leur signification phylogénétique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. C (Sc. de la Terre), **1** (4) : 315-327, 13 fig.

— 1979*b*. — La structure de la joue chez *Pharmacichthys*. Application à la recherche des affinités de ce Poisson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. C (Sc. de la Terre), **1** (4) : 329-341, 15 fig.

— 1980*a*. — Étude anatomique et systématique des Poissons téléostéens du Cénomanien des Monts de Judée, anciennement placés dans les Béryciformes. *Annls Paléont.* (*Vert.*), *Paris*, **66** (2) : 75-128, 20 fig., 5 pl.

— 1980*b*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., Sér. C (Sc. de la Terre), **44** : 1-149, 90 fig., 30 pl.

Goody, P. C., 1969. — The relationships of certain Upper Cretaceous Teleosts with special reference to the Myctophoids. *Bull. Br. Mus.* (*nat. Hist.*), Geol., suppl. 7 : 1-255, 102 fig.

Le Danois, E., & Y. Le Danois, 1964. — L'ordre des Scombres. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, **68** : 153-192, 19 fig.

McAllister, D. E., 1968. — Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. *Nat. Mus. of Canada, Bull.*, n° 221, Biol. Ser., n° 77 : 1-239, 3 fig., 21 pl., 2 tabl.

Patterson, C., 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. R. Soc. London*, Biol. Sci., ser. B, **247** (739) : 213-482, 4 pl.

— 1967. — New Cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus.* (*nat. Hist.*), Geology, **14** (3) : 1-109, 4 pl.

— 1968. — The caudal skeleton in mesozoic acanthopterygian fishes. *Bull. Br. Mus.* (*nat. Hist.*), Geology, **17** (2) : 1-102, 28 fig., 5 pl.

— 1970. — Two upper cretaceous salmoniforme fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus.* (*nat. Hist.*), Geology, **19** (5) : 207-296, 48 fig., 5 pl.

Rosen, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In* : Interrelationships of fishes (P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson Ed.). *Zool. J. Linn. Soc.*, suppl. n° 1, **53** : 397-513, 129 fig.

Rosen, D. E., & C., Patterson, 1969. — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **141** (art. 3) : 361-474, pl. 52-78, 74 fig.

Tyler, J. C., 1973*a*. — A new species of boxfish from the Eocene of Monte Bolca Italy, the first unquestionable fossil record of the Ostraciontidae. *Studi Ric. sui giacimenti terziari di Bolca*, **2** : 102-118, 7 fig., 8 pl.

— 1973*b*. — A new species of Triacanthodid fish (Plectognathi) from the Eocene of Monte Bolca, Italy, representing a new subfamily ancestral to the triodontidae and the other Gymnodonts. *Studi Ric. sui giacimenti terziari di Bolca*, **2** : 127-149, 1 fig., 6 pl.

Weitzman, S. H., 1974. — Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of Stomiatoid families. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **153** (art. 3) : 331-478.

Manuscrit déposé le 17 avril 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 2, 1980,
section C, nº 4 : 339-396.

La faune ichthyologique des gisements du Monte Bolca (Province de Vérone, Italie)

Catalogue systématique présentant l'état actuel des recherches concernant cette faune

par Jacques Blot *

PRÉFACE

On sait que c'est essentiellement au cours de l'après-guerre, sous l'impulsion surtout de Jacques Blot, Maître de Recherches au CNRS, que l'étude des collections éocènes du Monte Bolca a fait l'objet d'une analyse anatomique fine et précise ; cette analyse, qui paraissait impossible à des auteurs classiques tels qu'Agassiz, d'après lequel on ne pouvait en général reconnaître les os de la tête des Poissons fossiles, s'est démontrée efficace et a abouti à des conséquences systématiques : Blot a ainsi pu montrer que la faune de Bolca était très riche, comprenant cent soixante-dix-sept genres parmi lesquels des genres nouvellement créés ; cependant d'autres genres, anciens non valables, ont été supprimés. De plus, Blot a pu mettre en évidence que les Poissons fossiles de Bolca n'étaient pas à rapporter en général à des genres actuels mais à des genres voisins ; il y a donc eu au Tertiaire une certaine évolution des Téléostéens. Il était donc utile de publier un catalogue des Poissons de Bolca, d'autant plus que ces Poissons ont été disséminés dans les collections, comme on avait l'habitude de le faire au XIXe siècle, et que leur systématique a fait l'objet de révisions dans des notes récemment publiées. Bien qu'il s'agisse d'un catalogue provisoire, tout chercheur, travaillant l'ichthyofaune de Bolca, devra nécessairement avoir recours au catalogue de J. Blot établi d'après ses propres recherches et celles des paléoichthyologistes contemporains.

J.-P. Lehman
Professeur au Muséum

Depuis les premiers exemplaires de cette faune du Monte Bolca, signalés en 1552 par A. Mattioli, la mise au jour de nouveaux spécimens n'a pratiquement pas cessé et des collections plus ou moins importantes de ces Poissons fossiles, remarquables par leur état de conservation, existent dans la plupart des Musées du monde, sans compter les collections particulières plus ou moins importantes.

Aujourd'hui, sans contestation possible, la collection du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone (Italie), est la plus importante tant par le nombre des échantillons réunis que par leur qualité, et l'on doit reconnaître que depuis 1965, à l'instigation du regretté Pr. A. Pasa, puis ensuite sous l'impulsion du Dr L. Sorbini, un travail considérable a été

* *Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

effectué à la fois pour l'exploitation rationnelle des gisements de la Pesciara et du Monte Postale, pour l'ordonnancement de la collection des ichthyolithes et pour leur étude systématique.

A la suite des guerres d'Italie de Bonaparte, en 1797, un bon nombre des fossiles anciens, déjà décrits par VOLTA (1796), avaient été étudiés et déterminés par L. AGASSIZ (1833-1844) et en 1874, DE ZIGNO, dans son catalogue raisonné des Poissons fossiles de Bolca, signalait déjà 170 espèces différentes réparties en 94 genres.

Depuis 1962, à la demande des Pr. J. PIVETEAU et J. P. LEHMAN, j'ai entrepris la révision de l'ensemble de la faune ichthyologique des gisements de l'Éocène inférieur (Cuisien) du Monte Bolca. Très rapidement, l'ampleur du travail m'a conduit à la constitution d'une équipe internationale où chacun participe, selon sa spécialisation, à l'étude de l'ichthyofaune, le travail synthétique étant surtout le fait du Dr L. SORBINI, Conservateur de Paléontologie au Museo Civico di Storia Naturale de Vérone et de moi-même, au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Institut de Paléontologie).

Après dix-huit années d'étude, un certain nombre de travaux concernant cette faune du Monte Bolca ont déjà été publiés par les soins du Museo Civico di Storia Naturale de Vérone, dans une collection hors série : « Studi e Ricerche sui giacimenti terziari di Bolca ». Quatre volumes sont parus :

— le premier en 1969 ; il correspond aux Poissons classés jusqu'ici dans les familles des Carangidae, Menidae, Ephippidae et Scatophagidae (J. BLOT) ;

— le second en 1975 ; il réunit un certain nombre de travaux notamment sur les Elasmobranches (H. CAPPETTA), sur les genres *Eolates* et *Cyclopoma* ainsi que sur certains Béryciformes (L. SORBINI), sur la famille des Zanclidae (J. BLOT et C. VORUZ), sur les Ostraciontidae et certains Triacanthidae (J. TYLER) et sur les Crustacés (S. SECRÉTAN) ;

— le troisième concerne uniquement les Apodes (J. BLOT) ; le premier fascicule a été publié en 1978, le second le sera dans un avenir très proche ;

— le quatrième volume est en cours de publication ; trois chapitres relatifs à quelques Béryciformes et Perciformes nouveaux (L. SORBINI) sont déjà parus.

Un bon nombre d'autres travaux sont prêts à la publication et, actuellement, la révision de la presque totalité des genres et des espèces est en cours, ainsi que l'on pourra s'en rendre compte en feuilletant ce Catalogue.

Le Catalogue de la faune ichthyologique de Bolca proposé ici ne peut être, c'est évident, que provisoire, puisque l'étude complète de l'ichthyofaune de cette localité n'est pas encore achevée. La liste des genres et des espèces des gisements du Monte Bolca (Pesciara et Monte Postale) actuellement déterminés ou en cours de détermination n'a nullement la prétention d'être exhaustive, bien que l'on ait cherché à être le plus précis et le plus complet possible. Des fouilles se poursuivent encore, tant dans le gisement de la Pesciara que dans celui du Monte Postale, et l'on est en droit d'espérer que les travaux en cours permettront de mettre au jour un certain nombre de formes nouvelles. De plus, dans de nombreuses collections, un certain nombre d'exemplaires sont encore indéterminés et il n'est pas douteux que l'on découvrira également parmi eux des espèces nouvelles.

Quoiqu'il en soit, actuellement, les résultats obtenus sont assez extraordinaires et je n'ai pas voulu attendre plus longtemps pour les communiquer à tous ceux qui s'intéressent

à la Paléontologie et plus spécialement à tous ceux qui se penchent sur les problèmes de la Paléoichthyologie.

L'ichthyofaune de Bolca se présente, en effet, comme un ensemble unique au monde, non pas tant par la quantité des ichthyolithes que l'on y a trouvés, qui est considérable, mais bien plus par l'incroyable diversité des espèces que l'on y a mises au jour. On peut, en effet, y dénombrer plus de 227 espèces [1], correspondant à 177 genres différents. Ces genres sont répartis, au sein de 17 ordres, à l'intérieur d'au moins 80 familles.

Ainsi, dans ces deux gisements de quelques milliers de mètres carrés, correspondant à une déposition relativement rapide — peut-être pas plus de quelques milliers d'années —, on trouve réunie une faune ichthyologique comparable, en diversité, à celle de notre Méditerranée actuelle. De nos jours, en effet, cette dernière compte au moins 564 espèces de Poissons osseux. Si l'on tient compte du fait que les espèces actuelles sont considérablement multipliées par rapport aux espèces fossiles, la définition des premières s'effectuant très souvent à partir de caractères externes alors que celle des secondes ne peut s'appuyer que sur des critères d'anatomie squelettique, la comparaison est valable. Il est donc véritablement impressionnant de constater que les gisements de Bolca (Pesciara et Monte Postale) puissent présenter un échantillonnage de faune comparable en importance à celui de la Méditerranée actuelle, et cela pour une période paléohistorique relativement très précise : la fin de l'Éocène inférieur (Cuisien).

En d'autres termes, pour essayer de comprendre ce que représente Bolca, on peut imaginer qu'à un moment donné de l'histoire paléoichthyologique de la Téthys, dans la région actuelle des Préalpes de l'Italie du Nord (qui n'étaient pas encore soulevées), un échantillonnage important de la faune ichthyologique qui la peuplait alors s'est rassemblé — ou a été rassemblé — en un espace très réduit pour une raison totalement inconnue. Ce sont les squelettes fossilisés d'un grand nombre de ces poissons, vieux de cinquante millions d'années, qui constituent les « Poissons fossiles du Monte Bolca ».

Genres nouveaux et genres supprimés

Depuis 1962, on a pu définir dans les gisements de la Pesciara et du Monte Postale 177 genres différents, parmi lesquels il faut compter 86 genres nouveaux dont 40 ont déjà reçu un nom et dont la diagnose a été publiée. En contrepartie, on a dû supprimer 37 genres dont un certain nombre avaient été définis à partir des fossiles de Bolca.

Nouveaux genres définis

Aeoliscoides nov. gen.
Aramhourgella nov. gen.
Archaephippus Blot, 1969
Berybolcensis Sorbini, 1979
Blotichthys Sorbini, 1979
Bolcanguilla nov. gen.
Bolcyrus Blot, 1978
Ceratoichthys Blot, 1969
Eoanguilla Blot, 1978
Eoaulostomus nov. gen.
Eogaleus Cappetta, 1975
Eoholocentrum Sorbini, 1975

1. Dans ce nombre, on ne tient pas compte des nombreuses espèces décrites par les auteurs qui se sont succédé depuis Volta, et mises en synonymie dans les révisions récentes. C'est ainsi que, dans la première partie de la révision de cette faune (Blot, 1969), les 32 espèces initiales ont été ramenées à 18.

Eolactoria Tyler, 1975
Eolates Sorbini, 1970
Eoplatax Blot, 1969
Eoplectus Tyler, 1975
Eozanclus Blot & Voruz, 1970
Fistularioides nov. gen.
Foreyichthys Taverne, 1979
Gazolapodus nov. gen.
Goslinophis nov. gen.
Jungersenichthys nov. gen.
Milananguilla Blot, 1978
Paracongroides Blot, 1978
Paraeoliscus nov. gen.
Paramphisile nov. gen.
Parasynarcualis nov. gen.
Paratrachinotus Blot, 1969
Pasaichthys Blot, 1969
Pataviichthys nov. gen.
Proaracana Tyler, 1975
Prosolenostomus nov. gen.
Psettopsis Blot, 1969
Synhypuralis nov. gen.
Tenuicentrum Sorbini, 1975
Tylerichthys nov. gen.
Veronanguilla Blot, 1978
Voltaconger Blot, 1978
Whitapodus nov. gen.
Zignoichthys Tyler, 1975

Genres supprimés de la faune ichthyologique de Bolca

Anguilla
Atherina
Carangodes Heckel *
Crenilabrus
Cybium
Enchelyopus Agassiz *
Eomyrus
Eomyrus (Pareomyrus) Cadrobbi *
Ephippus
Gasteronemus Agassiz *
Histiocephalus de Zigno *
Holocentrum
Labrax (?)
Lates
Lichia
Lophius
Naseus
Nettastoma
Notidanus
Odonteus
Ophichthys
Ophidium
Ostracion
Platax (?)
Protoanguilla Cadrobbi *
Protobalistum
Protolaupsis Woodward *
Pseudoanguilla Cadrobbi *
Pygaeus Agassiz *
Rhinellus
Semiophorus Agassiz *
Smerdis
Symphodus
Thynnus
Toxotes
Trachinotus
Zanclus

Les genres marqués d'un astérisque avaient été définis à partir des fossiles de Bolca ; leur espèce-type correspondait à une espèce de ces gisements.

Espèces nouvelles

62 espèces nouvelles ont été envisagées jusqu'ici et, parmi celles-ci, 23 ont déjà fait l'objet d'une publication ou sont décrites ici :

Aulostomoides tyleri nov. sp.
Bolcanguilla brachycephala nov. sp.
Bolcyrus bajai Blot, 1978
Eoaulostomus gracilis nov. sp.
Eogaleus bolcensis Cappetta, 1975
Eolactoria sorbinii Tyler, 1975
Eoplectus bloti Tyler, 1975

Fistularioides phyllolepis nov. sp.
Fistularioides veronensis nov. sp.
Foreyichthys bolcensis Taverne, 1979
Gazolapodus homopterus nov. sp.
Jungersenichthys elongatus nov. sp.
Macraulostomus veronensis nov. sp.
Milananguilla lehmani Blot, 1978
Paraeoliscus robinetae nov. sp.
Paramphisile weileri nov. sp.
Pasaichthys pleuronectiformis Blot, 1969
Paracongroides heckeli Blot, 1978
Prosolenostomus lessinii nov. sp.
Synhypuralis banisteri nov. sp.
Synhypuralis jungerseni nov. sp.
Tenuicentrum pattersoni Sorbini, 1975
Veronanguilla ruffoi Blot, 1978

Dans ce Catalogue, j'ai suivi, pour les Téléostéens, la classification établie en 1966 par Greenwood, Rosen, Weitzman et Myers.

Pour chacune des espèces, j'ai cru bon de signaler le type et sa localisation ainsi que les synonymies indispensables.

Classe des CHONDRICHTHYENS

Sous-classe des EUSELACHII

Famille des Carcharhinidae

Eogaleus bolcensis Cappetta, 1975.

Alopiopsis plejodon Jaekel, 1894.
Type : T 311 Vérone.

Galeorhinus cuvieri (Agassiz, 1835) Jaekel, 1894.

Galeus cuvieri Agassiz, 1835, nomen nudum.
Alopiopsis cuvieri (Ag.) de Zigno, 1874.
Protogaleus cuvieri (Ag.) Molin, 1860.
Pseudogaleus voltai Jaekel, 1894.
Carcharias (*Scoliodon*) *cuvieri* (Ag.) Eastman, 1904.
Notidanus cuvieri (Ag.) de Beaumont, 1960.
Types : 11605 MNHN Paris ; VII B 96-97 Vérone.

Incertae sedis

Alopiopsis plejodon Lioy, 1865.

Type : détruit à Vicence pendant la guerre 1940-1945.

Ces trois espèces ont été étudiées par H. Cappetta et leur révision publiée en 1975.

Famille des Orectolobidae

Mesiteia emiliae Kramberger, 1885.

Cette espèce, dont le type se trouve au Musée Paléontologique de Zagreb, n'a pas encore fait l'objet d'une étude approfondie. Il semble toutefois qu'il faille la ranger dans les Orectolobidae.

Ordre des *RAJIFORMES*

Famille des Rhinobatidae

Platyrhina bolcensis (Ag.) Heckel, 1851.
Type : Padoue.

Platyrhina gigantea (de Blainville, 1818) Jaekel, 1894.
Type : 11018-11019 MNHN Paris.

Platyrhina egertoni de Zigno, 1878.
Type : ?

Narcine molini Jaekel, 1894.
Type : Padoue.

Rhinobatus de zignoi Heckel, 1853.
Type : Vienne (Autriche).

Rhinobatus primaevus de Zigno, 1874.
Type : Padoue.

Famille des Dasyatidae (= Trygonidae)

Trygon muricata (Volta, 1796) Eastman, 1904.
Trygon muricatus Jaekel, 1894.
Trygon gazolae Agassiz, 1843.
Alexandrinum molinii de Zigno, 1874.
Type : ?

Trygon de zignoi Molin, 1861.
Anacanthus zignii de Zigno, 1874.
Type : Padoue.

Urolophus crassicaudatus (de Blainville, 1818) Eastman, 1904.

Trygon oblongus Agassiz, 1833-1844.
Trygon brevicauda Heckel, 1851.
Urolophus princeps Heckel, 1851.
Taeniura kneri Heckel, 1851.
Type : 10997-11001 MNHN Paris.

Toutes ces espèces sont actuellement en cours de révision par H. Cappetta.

Classe des OSTEICHTHYENS

Sous-classe des ACTINOPTERYGII

Ordre des *PYCNODONTIFORMES*

Famille des Pycnodontidae

Pycnodus apodus (Volta, 1796) Eastman, 1905.

Pycnodus platessus Agassiz, 1844.
Type : 10968-10969 MNHN Paris. Hypotype : Munich.

Pycnodus gibbus Agassiz, 1833-1844.

Type : Vienne. Cet exemplaire n'a pas encore été retrouvé.

Palaeobalistum orbiculatum (de Blainville, 1818) Heckel, 1856.

Type : 11004 MNHN Paris.

L'étude de ces trois espèces, entreprise par Mlle C. Voruz en 1969, est très avancée mais, par suite d'une orientation différente de ce chercheur, elle sera achevée prochainement par J. Blot.

Super-ordre des *ELOPOMORPHES*

Ordre des *ELOPIFORMES*

Sous-ordre des *ALBULOIDEI*

Famille des Albulidae

Chanoides leptostea Eastman, 1905.

Clupea leptostea Agassiz, 1844.
Type 10943 MNHN Paris.

Chanoides macropoma (Agassiz) Woodward, 1901.

Clupea macropoma Agassiz, 1844.
Types : 10939-10940 MNHN Paris ; 10937-10938 MNHN Paris.

Ces espèces n'ont pas encore fait l'objet d'une révision approfondie ; leur étude fait partie du programme de travail de L. Sorbini.

Ordre des *ANGUILLIFORMES*

Famille des Anguilloididae Blot, 1978

Anguilloides branchiostegalis ([Agassiz] Eastman, 1905).

Anguilla branchiostegalis Agassiz, 1833-1844, nomen nudum.
Type : 10953 MNHN Paris.

Veronanguilla ruffoi Blot, 1978.

Type : B 46 Vérone.

Famille des Milananguillidae Blot, 1978

Milananguilla lehmani Blot, 1978.

Cotype : MMV 131 Milan. Paratype : P 8951 B.M. Londres.

Famille des Anguillidae

Eoanguilla leptoptera (Agassiz, 1833-1844).

Anguilla leptoptera Agassiz, 1833-1844.
Pseudoanguilla longipinnis Cadrobbi, 1962.
Type : 10949-10950 MNHN Paris.

Famille des Paranguillidae nov. fam.

Diagnose : Assez proche des Muraenidae. Corps allongé, subcylindrique, plus ou moins élevé, se terminant en pointe arrondie. Tête plus ou moins courte par rapport à la longueur totale du corps. Suspensorium très nettement oblique vers l'arrière et vers le bas. Vomer dans le prolongement du bord ventral du parasphénoïde. Maxillaires sans processus articulaire, soudés à la région ethmoïdienne. Dents nombreuses, petites, en bande étroite avec quelques grosses dents en avant. Rayons branchiostèges très grêles et très longs, fortement recourbés vers le haut et reliés à l'axe vertébral. Glossohyal et parahyoïde absents. Vertèbres plus longues que hautes. Neurapophyses absentes ou très réduites à l'avant, relativement peu développées dans la région postérieure. Osselets intermusculaires bien développés, simples ou bifurqués. Ceinture pectorale secondaire très

grêle ; nageoires pectorales présentes mais réduites. Nageoire dorsale débutant immédiatement au-delà du bord postérieur du crâne et très en avant de la ceinture cleithrale. Nageoire anale naissant un peu en avant du milieu du corps. Caudale résultant de la confluence de la dorsale et de l'anale. Écailles absentes.

Paranguilla tigrina (Agassiz, 1833-1844).

Enchelyopus tigrinus Agassiz, 1833-1844.
Paranguilla tigrina hypsicephala Cadrobbi, 1962.
Paranguilla longicauda tigrinoides Cadrobbi, 1962.
Type 10962-10963 MNHN Paris.

Dalpiaziella brevicauda Cadrobbi, 1962.

Type 8848-8849 Padoue.

Cette famille semble se situer au voisinage immédiat des Muraenidae dont elle pourrait constituer une forme ancestrale.

Famille des Congridae

Voltaconger latispinus (Agassiz, 1833-1844).

Anguilla latispinus Agassiz, 1833-1844.
Eomyrus latispinus Woodward, 1901.
Eomyrus platyspinus Cadrobbi, 1962.
Type : 10947-10948 MNHN Paris.

Bolcyrus formosissimus (Agassiz, 1833-1844).

Sphagebranchus formosissimus Agassiz, 1833-1844.
Anguilla interspinalis (Agassiz, 1833-1844), nomen nudum.
Eomyrus formosissimus Eastman, 1905.
Eomyrus multiaristatus Cadrobbi, 1962.
Eomyrus biperaristatus Cadrobbi, 1962.
Eomyrus (Pareomyrus) humilipinnis Cadrobbi, 1962.
Protoanguilla leptoptera Cadrobbi, 1962.
Type 10958-10959 MHNN Paris.

Bolcyrus bajai Blot, 1978, nov. sp.

Type : B 0203 Coll. Baja Vérone.

Paracongroides heckeli Blot, 1978, nov. sp.

Type : A 3382-3387 Vienne (Autriche).

Famille des Xenocongridae

Genre **WHITAPODUS** nov. gen.

Diagnose : Petite forme chez laquelle la tête représente un peu moins du sixième de la longueur du corps. Cavité orbitaire assez grande et très élevée. Museau se prolongeant en avant des

maxillaires ; maxillaires avec articulation de type muraenoïde ; ouverture buccale courte, ne dépassant pas le tiers antérieur de la cavité orbitaire. Dents assez fortes, coniques, en avant ; dents petites, implantées régulièrement en une seule rangée, vers l'arrière. Pièces operculaires assez bien développées ; préopercule très grand. 11 ou 12 paires de rayons branchiostèges grêles et presque droits. Mandibule largement triangulaire, relativement courte, son bord antérieur se situant au même niveau que le museau. Suspensorium oblique vers le bas et vers l'avant. Glossohyal présent ; parahyoïde très développé. Chambre branchiale relativement réduite. 85 à 87 vertèbres généralement plus longues que hautes. Canal neural très développé. Neurapophyses très fortes à l'avant, présentes au-delà des cleithra sur toute la longueur de l'axe vertébral. Basiapophyses n'apparaissant que vers l'arrière de la cavité viscérale. Pas de côtes ventrales. Osselets intermusculaires très courts et très grêles. Cleithra bien développés, forts. Ceinture pectorale primaire et nageoires pectorales apparemment absentes. Nageoire dorsale naissant très près de la tête, un peu en arrière des cleithra, au niveau de la neuvième vertèbre. Nageoire anale naissant au niveau de la vingt-septième vertèbre. Ces deux nageoires présentant un allongement très net de leurs rayons au niveau du tiers postérieur du corps. Nageoire caudale en continuité avec la dorsale et l'anale, mais excessivement réduite : trois ou quatre rayons très courts, largement étalés, insérés sur un squelette interne très court également.

Espèce-type : *Whitapodus breviculus* (Agassiz, 1833-1844).

Derivatio nominis : Ce nouveau genre est dédié au Pr E. I. White, du British Museum, qui s'est intéressé aux Anguilliformes du Monte Bolca.

Whitapodus breviculus (Agassiz, 1833-1844).

Anguilla brevicula Agassiz, 1833-1844.
Eomyrus breviculus (?) Woodward, 1901.
Type : 10954-10955 MNHN Paris (pl. I).

Famille des Proteomyridae nov. fam.

Diagnose : Anguilliforme au corps allongé et grêle. Tête contenue environ sept fois et demie dans la longueur totale. Hauteur du corps très réduite. Cleithrum se situant au niveau de la cinquième vertèbre ; origine de la dorsale au niveau de la sixième, c'est-à-dire au-dessus de l'origine de la pectorale et origine de l'anale aux environs de la trente-troisième ou trente-quatrième vertèbre. Mandibule légèrement en retrait par rapport au museau. Dents assez grosses. Suspensorium presque droit, très faiblement oblique vers l'avant et vers le bas. Squelette axial formé de quatre-vingt-quinze vertèbres environ ; vertèbres nettement plus longues que hautes. Ceinture scapulaire secondaire très grêle, presque droite ; pectorales présentes, assez peu développées. Une douzaine de rayons branchiostèges assez longs ; les plus dorsaux fortement arqués et venant se relier au squelette axial, les autres, ventraux, presque droits. Coefficient de concentration des nageoires dorsale et anale très élevé.

Proteomyrus ventralis (Agassiz, 1833-1844).

Anguilla ventralis Agassiz, 1833-1844.
Eomyrus brevicaudus Cadrobbi, 1962.
Type : 8384-8385 Haarlem (Hollande).

Cette espèce se situe à la fois au voisinage des Congridae et des Ophichthidae, sans pouvoir cependant être rattachée d'une manière satisfaisante à l'une ou à l'autre, c'est pourquoi j'ai cru nécessaire d'en faire le type d'une nouvelle famille.

Famille des Ophichthidae

Genre **GOSLINOPHIS** nov. gen.

Diagnose : Corps cylindrique et très grêle, la partie caudale représentant un peu moins des deux tiers du corps. Tête relativement courte, contenue environ 11 fois dans la longueur du corps. Cavité orbitaire grande, ovalaire. Museau court, étroit et pointu. Vomer fortement renflé vers le bas, antérieurement. Pleurosphénoïdes bien développés, basisphénoïdes réduits. Maxillaires avec processus articulaires courts. Opercule assez bien développé, sous-opercule et interopercule réduits. Rayons branchiostèges assez nombreux (12), les plus dorsaux largement étalés distalement, les autres très grêles, très longs et plus ou moins recourbés. Palatoptérygoïdes réduits. Mandibules relativement longues. Dents cylindriques et arrondies, plus ou moins grandes suivant les régions, implantées en bandes relativement larges sur les mandibules ou en simples rangées sur les maxillaires ; dents vomériennes également. Hyomandibulaire bien développé. Suspensorium très légèrement oblique vers le bas et vers l'avant. Arcs branchiaux (épibranchiaux et cératobranchiaux) assez bien ossifiés, 180 vertèbres environ. Basiapophyses bien développées. Côtes ventrales présentes assez longues et relativement grêles. Cleithra et supracleithra très grêles, légèrement arqués. Pectorales relativement courtes. Origine de la dorsale située au niveau de la dixième ou onzième vertèbre, celle de l'anale au niveau de la cinquantième ; ces deux nageoires se terminant un peu avant l'extrémité caudale. Caudale absente, complexe urophore très réduit, rudimentaire. Pas de ligne latérale.

Espèce-type : *Goslinophis acuticaudus* (Agassiz, 1833-1844).

Derivatio nominis : Je dédie ce nouveau genre à M. le Pr William A. Gosline qui fut à l'origine du renouveau de la classification des Anguilliformes et plus particulièrement de la classification des Ophichthidae.

Goslinophis acuticaudus (Agassiz, 1833-1844).

Ophisurus acuticaudus Agassiz, 1833-1844.
Ophichthys acuticaudus Leriche, 1906.
Type : 10994-10995 MNHN Paris (pl. 11, 1).

Famille des Patavichthidae nov. fam.

Diagnose : Anguilliformes moyennement allongés ; hauteur contenue environ trente-deux fois dans la longueur totale ; terminaison caudale légèrement spatulée. Tête égale à 24 % de la longueur totale, à rostre allongé égal à 82 % de la longueur du neurocrâne. Dents très petites sur le bord ventral du complexe prémaxillo-ethmo-vomer, sur les maxillaires et les dentaires. Suspensorium légèrement oblique vers le bas et vers l'avant. Appareil operculaire réduit et peu développé. Rayons branchiostèges longs et grêles, légèrement arqués vers le haut, au nombre de 14 environ. Chambre branchiale assez étendue au-delà du neurocrâne. Squelette axial bien ossifié, comprenant cent cinq vertèbres, les cleithra se situant au niveau de la sixième, l'origine de la dorsale au niveau de la quarantième et celle de l'anale au niveau de la cinquante-neuvième, soit assez loin en arrière de la tête. Pectorales bien développées, assez longues, insérées immédiatement en arrière des cleithra ; ceinture cleithrale assez bien développée. Nageoires dorsale et anale formées de rayons simples dont les derniers se réduisent considérablement et disparaissent avant l'extrémité caudale.

Un seul genre : *Patavichthys* nov. gen.

Genre **PATAVICHTHYS** nov. gen.

Diagnose : Celle de la famille.

Espèce-type : *Patavichthys bolcensis* (Bassani, 1897).

Derivatio nominis : J'ai dédié ce nouveau genre à la ville de Padoue : « le poisson de Padoue », puisque le type provient de la collection de l'Institut de Géologie et de Minéralogie de cette ville.

Patavichthys bolcensis (Bassani, 1897).

Nettastoma bolcense (?) Bassani, 1897.
Type : 9153 Padoue (pl. II, 2).

Cette nouvelle famille se situe au voisinage, et peut-être même à la base, du groupe des Nemichthioidei et de la famille des Nemichthidae.

Incertae sedis

Genre **BOLCANGUILLA** nov. gen.

Diagnose : Tête très courte et neurocrâne réduit. Cavité orbitaire très petite en position très antérieure. Pièces operculaires relativement peu développées. Mâchoire inférieure allongée. Suspensorium oblique vers l'avant et vers le bas. Rayons branchiostèges grêles, peu nombreux, presque droits sauf pour les plus dorsaux. Cleithra relativement peu développés. Cent trois vertèbres. Côtes ventrales présentes, très développées, visibles dès la ceinture pectorale. Nageoire dorsale débutant assez loin en arrière de la tête ; origine de l'anale un peu en avant du milieu du corps. Pectorales vestigielles, mais présentes.

Espèce-type : *Bolcanguilla brachycephala* nov. sp.

Derivatio nominis : J'ai donné à ce nouveau genre le nom de *Bolcanguilla* : « l'anguille de Bolca » ; le nom spécifique, *brachycephala*, rappelle l'extrême petitesse de la tête qui caractérise cet Anguilliforme.

Bolcanguilla brachycephala nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.
Type : MMV 120 Milan (pl. III, 1).

Genre **GAZOLAPODUS** nov. gen.

Diagnose : Corps très allongé, légèrement arrondi à son extrémité. Tête contenue onze fois et demie dans la longueur totale. Neurocrâne court, égal à la moitié de la longueur de la tête. Mandibules légèrement en retrait par rapport au museau. Suspensorium vertical ou légèrement oblique vers l'arrière et vers le bas. 12 paires de rayons branchiostèges, droits ou légèrement arqués vers le haut. Squelette axial constitué par 104 vertèbres, le cleithrum se situant au niveau de la septième, l'origine de la dorsale au niveau de la quarante-neuvième et celle de l'anale au niveau de la cinquante et unième. Neurapophyses présentes jusqu'à la ceinture cleithrale, absentes au-delà, ne réapparaissant qu'un peu en avant de l'origine de la dorsale. Côtes ventrales présentes.

Ceinture cleithrale grêle, pectorales présentes mais peu développées. Coefficients des nageoires dorsale et anale très forts, aux environs de 3,7. Nageoire caudale en continuité avec les nageoires impaires.

Espèce-type : *Gazolapodus homopterus* nov. sp.

Derivatio nominis : Je dédie ce nouveau genre au comte Gazola qui contribua, pour une grande part, à la connaissance des gisements du Monte Bolca en constituant l'extraordinaire collection qui servit de base aux travaux de Volta et d'Agassiz. Le nom spécifique met en évidence les origines très rapprochées des nageoires dorsale et anale.

Gazolapodus homopterus nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.
Type : VII A 20-20 bis Vérone (pl. III, 2).

Ces deux nouvelles espèces, déterminées chacune à partir d'un seul exemplaire, semblent être assez voisines des représentants de la famille des Ophichthidae.

L'étude de l'ensemble des Anguilliformes entreprise par J. Blot est maintenant terminée. Il n'est pas nécessaire de souligner son importance puisqu'il s'agit là des premiers vrais Anguilliformes connus dans l'histoire des Poissons. Sa publication constituera le troisième volume des « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Monte Bolca ». La première partie de ce travail a été publiée en 1978, la seconde partie paraîtra ultérieurement.

Super-ordre des *CLUPEOMORPHES*

Ordre des *CLUPEIFORMES*

Sous-ordre des *CLUPEOIDEI*

Famille des Clupeidae

Clupea catapygoptera (Agassiz, 1833-1844, nomen nudum) de Zigno, 1874.
(?) *Clupea minuta* (Ag., 1833-1844, nomen nudum) de Zigno, 1874.
Type : B.M. Londres.

Clupea denticiformis Lioy, 1865.

Clupea engrauliformis Lioy, 1865.

Clupea ophtalmica Lioy, 1865.

Clupea chrysosoma Lioy, 1865.

Clupea microcephala Lioy, 1865.

Clupea minutissima Lioy, 1865.

Clupea cephalus Lioy, 1865.

Uropterina platyrachis Lioy, 1865.

Ptericephalina macrograstina Lioy, 1865.

Ptericephalina elongata Lioy, 1865.

Aucune de ces espèces n'a encore fait l'objet d'une révision ; elles font partie du programme de travail de L. Sorbini.

Famille des Engraulidae

Engraulis evolans Volta, 1796.

Type : 10943-10944 MNHN Paris.

La révision de cette espèce n'a pas encore été entreprise (L. Sorbini).

Famille des Chirocentridae

Platinx catulli Heckel, 1856.

Type : Padoue.

Platinx macropterus (de Blainville, 1818) Eastman, 1905.

Platinx elongatus Agassiz, 1833-1844.
Platinx intermedius Eastman, 1905.
Types : 10964-10965 MNHN Paris. 11014-11015 MNHN Paris.

Cette espèce, selon L. Taverne, serait un survivant tertiaire de la famille crétacée des Pachyrhizodontidae.

Coelogaster analis Eastman, 1905.

Type : 10863 MNHN Paris.

Ces espèces n'ont pas encore été révisées ; leur étude fait partie du programme de travail de L. Sorbini.

Super-ordre des *OSTEOGLOSSOMORPHES*

Ordre des *OSTEOGLOSSIFORMES*

Monopteros gigas Volta, 1796.

Macropterus gigas Agassiz, 1833-1844.
Platinx gigas Agassiz, 1833-1844.
Type : 10779-10780 MNHN Paris.

Foreyichthys bolcensis Taverne, 1979.

Ces deux espèces, en cours d'étude par L. Taverne, ont fait l'objet d'une courte note en 1979 et leur étude complète sera publiée dans un avenir très proche.

Sous-classe des PROTACANTHOPTERYGII

Ordre des *SALMONIFORMES*

Sous-ordre des *MYCTOPHOIDEI*

Famille des Myctophidae

Holosteus esocinus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10940 MNHN Paris.

La révision de cette espèce fait partie du programme de travail de L. Sorbini ; elle n'a pas encore été entreprise.

Ordre des *CETOMIMIFORMES*

Sous-ordre des *CHANOIDEI*

Famille des Chanidae

Chanos forcipatus Heckel, 1853.

Type : 3408 Vienne (Autriche).

Cette espèce, en cours de révision, sera peut-être à rapprocher d'une nouvelle espèce également en cours d'étude et dont le type se trouve à Vérone : C VI 1.

Sous-classe des PARACANTHOPTERYGII

Ordre des *LOPHIIFORMES*

Sous-ordre des *LOPHIOIDEI*

Famille des Lophiidae

Lophius brachysomus Agassiz, 1833-1844.

Types : 10931-10932 MNHN Paris. 10933-10934 MNHN Paris.

Cette espèce a été rangée à tort dans le genre *Lophius* ; l'étude des exemplaires qui lui correspondent n'est pas encore complètement achevée ; elle conduira à la création d'un nouveau genre.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : S 32-33 Vérone.

Ces deux espèces sont actuellement en cours de révision par J. Blot.

Sous-ordre des *ANTENNARIOIDEI*

Famille des Antennariidae

Histionotophorus bassanii (de Zigno, 1887).

Histiocephalus bassani de Zigno, 1887.

Type : Padoue.

La révision de cette espèce par J. Blot est très avancée.

Famille des Ogcocephalidae

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 492 Vérone.

L'étude de cette nouvelle espèce, découverte en 1977, n'est pas encore commencée (J. Blot).

Ordre des *GADIFORMES*

Sous-ordre des *OPHIDIOIDEI*

Famille des Ophidiidae

Ophidium voltianum Massalongo, 1859.

Type : T 156-157 Vérone.

La révision de cette espèce par J. Blot est bien avancée. Il ne s'agit pas du genre *Ophidium* et il sera nécessaire de créer un nouveau genre.

Super-ordre des *ATHERINOMORPHES*

Ordre des *ATHERINIFORMES*

Sous-ordre des *EXOCOETOIDEI*

Famille des Exocoetidae
(= Hemirhamphidae)

Hemiramphus edwardsi Bassani, 1876.

Type : Padoue.

Brachyramphus bolcensis de Zigno, Mss.

Type : 11883 Padoue.

Ces deux espèces font partie du programme de travail de J. Blot ; leur révision n'a pas encore été faite ; le nom de genre *Brachyramphus*, déjà donné à un Oiseau, devra être changé et sa diagnose définie car elle n'existe pas.

Famille des Belonidae (?)

Xiphopterus falcatus Volta, 1796.

Type : 11002-11003 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type 6925 Padoue.

Ces deux espèces sont en cours de révision par J. Blot.

Sous-ordre des *ATHERINOIDEI*

Famille des Atherinidae (?)

Atherina macrocephala (Agassiz, 1833-1844, nomen nudum) Eastman, 1905.

Type : 10927-10928 MNHN Paris.

Atherina minutissima (Agassiz, 1833-1844, nomen nudum) de Zigno, 1874.

Le type n'a pas encore été retrouvé.

La révision de ces deux espèces par J. Blot n'a pas encore été entreprise. Une première observation permet cependant de constater qu'il ne peut s'agir du genre *Atherina*,

ni même de la famille des Atherinidae. La position systématique de ces espèces sera donc à revoir complètement.

Sous-classe des ACANTHOPTERYGII

Ordre des *BERYCIFORMES*

Famille des Holocentridae

Eoholocentrum macrocephalum (de Blainville, 1818, nomen nudum) Sorbini 1975.

Holocentrum pygmaeum Agassiz, 1833-1844.
Holocentrum pygaeum Agassiz, 1833-1844.
Holocentrum macrocephalum : Woodward, 1901.
Type : 10737 MNHN Paris.

Tenuicentrum pattersoni Sorbini, 1975.

Type : 6928-6929 Padoue.

Ces deux espèces ont été étudiées par L. Sorbini et publiées en 1975.

Berybolcensis leptacanthus (Agassiz, 1833-1844).

Myripristis leptacanthus Agassiz, 1833-1844.
Type : As 1 773 Munich.

L. Sorbini a également terminé l'étude de cette espèce, publiée en 1979.

La position des espèces : *Myripristis* (?) *lanceolata* Bassani, 1876, et *Myripristis homopterygius* Agassiz, 1833-1844, dont l'un des exemplaires figuré par Volta est à Paris (10714 MNHN), n'a pas encore été définie avec certitude.

Ordre des *GASTEROSTEIFORMES*

Sous-ordre des *GASTEROSTEOIDEI*

Famille des Aulorhynchidae

Protolaupsis bolcensis Woodward, 1901.

Type : 36877 B.M. Londres.

Cette espèce, et donc le genre *Protolaupsis*, sont à supprimer. Le fossile correspond en effet à un Poisson voisin de *Ramphognathus paralepoides*. La révision en cours (J. Blot) n'a pas encore permis de le situer avec certitude.

Sous-ordre des *AULOSTOMOIDEI*

Famille des Aulostomidae

Genre **EOAULOSTOMUS** nov. gen.

Diagnose : Corps comprimé, allongé, couvert de petites écailles cténoïdes. Tête contenue un peu plus de 3 fois dans la longueur du corps sans la caudale. Museau moyennement allongé. Maxillaires très développés, se prolongeant assez loin vers l'arrière. Dents petites et coniques sur les dentaires. 6 à 7 paires de rayons branchiostèges. Squelette axial formé par 46 (47) vertèbres ; les vertèbres libres (42 (43)) étant nettement plus longues que hautes. Dorsale molle précédée d'une dorsale épineuse constituée par un petit nombre de rayons très grêles ; 20 à 23 rayons à la dorsale molle comme à l'anale. 5 ptérygophores soutiennent la nageoire pectorale. Pelvienne naissant au niveau de la 13[e] vertèbre. Complexe urophore simplifié, formé par les deux dernières vertèbres ; nageoire caudale plus ou moins longuement losangée.

Espèce-type : *Eoaulostomus bolcensis.*

Eoaulostomus bolcensis [(de Blainville, 1818, nomen nudum) Agassiz, 1833-1844].

Aulostoma bolcense (de Blainville, 1818) Agassiz, 1833-1844.

Diagnose : Hauteur du corps contenue 10 à 14 fois dans la longueur totale sans la caudale. Cavité orbitaire relativement petite. Museau contenu 5 à 5 fois et demie dans la longueur sans la caudale ; tube rostral assez élevé. Prémaxillaires assez forts. La longueur de la mandibule représente environ le quart de la longueur de la tête. Vertèbres ankylosées assez longues, contenues 7 fois dans la longueur totale sans la caudale et représentant environ le cinquième de la longueur de l'axe vertébral. 1[er] axonoste des nageoires molles bifide ; 23 rayons à la dorsale et à l'anale, les 3 premiers présentant une allure épineuse. Nageoire caudale losangée.

Type : 10920 MNHN Paris (pl. IV, 1).

Formules :
V : 46, 16 (4 + 12) — 30
D_1 : VI
D_2 : III + 20 (21)
A : III + 19 (20)
C : 4 (3) — I — 5 / 5 — I — 4 (3)

Eoaulostomus gracilis nov. sp.

Diagnose : Hauteur du corps plus faible, contenue environ 20 fois dans la longueur totale sans la caudale. Museau représentant un peu plus de la moitié de la longueur de la tête et le sixième de la longueur du corps sans la caudale ; tube rostral moins élevé. Cavité orbitaire nettement plus grande. Prémaxillaires relativement plus grêles. 4 vertèbres ankylosées plus courtes et contenues plus de 8 fois dans la longueur du corps sans la caudale. Nageoires dorsale et anale molles sans axonoste bifide à l'avant, 19 à 20 rayons. Complexe urophore constitué par les deux dernières vertèbres, mais le rôle essentiel est réservé à la dernière ; caudale losangique très allongée postérieurement.

Type : 10921-10922 MNHN Paris (pl. IV, 2).

Formules :
V : 46, 17 (4 + 13) — 29
D_1 : au moins V

D_2 : III + 16 (?)
A : III (IV) + 16 (17)
Pect. : 15 (?)
Pelv. : 6 (?)
C : (3) — 1 — 5 / 5 — 1 — (3)

Derivatio nominis : En donnant à cette espèce nouvelle le nom de *gracilis*, j'ai voulu mettre l'accent sur la gracilité qui caractérise bon nombre de ses éléments.

Genre **SYNHYPURALIS** nov. gen.

Diagnose : Aulostomidae à écailles cténoïdes, très faiblement ossifiées. Corps très peu élevé, sa hauteur contenue 30 fois dans la longueur sans la caudale. Tête contenue environ 3 fois dans cette même longueur. Museau allongé. Partie postorbitaire réduite. Bouche petite. Vertèbres ankylosées très développées ; le « synarcualia » contenu 3 fois et demie dans la longueur du squelette axial. Corps vertébraux des vertèbres libres nettement plus longs que hauts. Origine des nageoires molles, dorsale et anale, très en arrière. Complexe urophore constitué par les deux vertèbres terminales : hypuraux apparemment soudés antérieurement pour constituer une seule plaque hypurale. Nageoire caudale longuement lancéolée.

Espèce-type : *Synhypuralis jungerseni* nov. sp.

Derivatio nominis : J'ai cru bon de concrétiser le fait des hypuraux étroitement accolés et sans doute soudés qui caractérise les représentants de ce genre, en lui donnant le nom : *Synhypuralis*.

Synhypuralis jungerseni nov. sp.

Diagnose : Aulostomidae au museau allongé, contenu 4 fois dans la longueur du corps sans la caudale et 1,4 fois dans la longueur de la tête ; hauteur du museau relativement grande, contenue environ 8 fois dans la longueur de la tête ; mandibule représentant le cinquième de la longueur de la tête. Hauteur du corps très réduite. Premières hémapophyses en position très reculée. Pelviennes abdominales, en position très antérieure, au niveau de la huitième ou de la neuvième vertèbre. La dorsale épineuse semble absente. Dorsale molle (D_2) et anale présentant un nombre de rayons inférieur à 20. 38 vertèbres, soit 4 vertèbres ankylosées et 34 vertèbres libres.

Type : 11094-11095 MNHN Paris (pl. IV, 3).

Formules :
V : 38, 23 (22) + 15 (16)
D_1 : pas observée
D_2 : II + 14 (15) (?)
A : II + 12 (13) (?)
Pect. : (16)
Pelv. : 6
C : 3 — 1 — 5 / 5 — 1 — 3

Derivatio nominis : Je dédie cette nouvelle espèce à l'éminent ichthyologiste danois Hector F. E. Jungersen dont les travaux m'ont grandement aidé tout au long de mon étude sur les Gastérostéiformes.

Synhypuralis banisteri nov. sp.

Diagnose : Comme l'espèce-type, mais bouche plus petite, la mandibule ne correspondant qu'à 15 % de la longueur de la tête. Museau contenu 1,3 fois dans la tête, plus grand que dans l'espèce précédente et représentant plus des 3/4 de la longueur du neurocrâne. Hauteur du museau

faible, contenue plus de 10 fois dans la longueur de la tête. Vertèbres libres légèrement plus petites, proportionnellement. Nombre de vertèbres plus grand, 4 + 39 ; la première hémapophyse serait visible à partir de la 13e vertèbre. Les pelviennes naissent au niveau de la dixième vertèbre et les nageoires impaires dorsale et anale, au niveau de la 25e ou de la 26e. Dorsale épineuse présente.

Type : P 11170 a-b B.M. Londres (pl. V, 1 et 2).

Formules : V : 43, 12 + 31 (?)
D_1 : II (?)
D_2 : III + 16 (15)
A : III + 14
Pect. : (15)
Pelv. : 6 (I + 6) (?)
C : 3 — I — 5 / 5 — I — 3

Derivatio nominis : Je dédie cette nouvelle espèce au docteur K. E. Banister qui a commencé ses travaux ichthyologiques en étudiant les différentes familles rangées dans les Gastérostéiformes.

Genre **JUNGERSENICHTHYS** nov. gen.

Diagnose : Aulostomidae chez lequel les écailles sont absentes. Corps très peu élevé. Tête relativement petite. Région postorbitaire assez grande. Museau relativement court, contenu presque deux fois dans la longueur de la tête et environ 9 fois dans la longueur du corps sans la caudale ; sa hauteur est relativement grande. La bouche est petite, la mandibule est contenue 5 fois dans la longueur de la tête ; de petites dents y sont observables. Des dents semblent également présentes sur les prémaxillaires. « Synarcualia » très allongé, nettement plus long que la tête. Neurapophyses très peu développées et ne devenant visibles — comme les hémapophyses, sans doute — que dans la région postérieure du corps. Basiapophyses absentes. Les pectorales et les pelviennes n'ont pas été observées. Caudale longuement lancéolée et complexe urophore réduit.

Espèce-type : *Jungersenichthys elongatus* nov. sp.

Derivatio nominis : Je dédie ce nouveau genre à Hector F. E. Jungersen.

Jungersenichthys elongatus (Jungersen Mss) nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.

Type : P 9836 B.M. Londres (pl. V, 3).

Formules : V : 47,
D_2 : traces
A : pas visible
Pect. : pas visibles
Pelv. : pas visibles
C : (15) ?

Derivatio nominis : J'ai conservé pour cette espèce la détermination manuscrite de Jungersen. Celle-ci concrétise le grand allongement du synarcualia.

Genre **MACRAULOSTOMUS** nov. gen.

Diagnose : Aulostomidae au corps peu élevé, sa hauteur contenue environ 20 fois dans la longueur sans la caudale. Tête contenue environ 4 fois dans la même longueur. Museau relative-

ment très court, très élevé, sa hauteur égale le tiers de la longueur de la tête ; région postorbitaire relativement réduite. Bouche petite, mandibule contenue environ 4 fois dans la longueur de la tête. Synarcualia très développé, contenu un peu plus de 3 fois dans le squelette axial et 4 fois dans la longueur du corps sans la caudale. Origine des pelviennes assez antérieure. Caudale longuement lancéolée.

Derivatio nominis : Ce nouveau genre est caractérisé par les dimensions considérables de la région préorbitaire et du museau d'où le nom que je lui ai donné : « grande bouche en fistule ».

Espèce-type : *Macraulostomus veronensis* nov. sp.

Macraulostomus veronensis nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.

Type : VII A 20-20 bis Vérone (pl. VI, 1).

Formules : V : 42 (41) + 4, 46 (?)
D_1 : pas observable
D_2 : (15) ?
A : (14) ?
Pelv. : 6
C : (3 — I — 5 / 5 — I — 3)

Derivatio nominis : L'exemplaire étudié appartient au Musée de Vérone d'où le nom spécifique : *veronensis*.

Incertae sedis

Genre **AULOSTOMOIDES** nov. gen.

Diagnose : Assez proche du genre *Eoaulostomus*, mais absence d'écailles. Hauteur du museau contenue 7 fois dans la longueur de la tête. Mandibule contenue un peu moins de 5 fois dans cette même longueur. Synarcualia bien développé. Pelviennes apparaissant au niveau de la 13e vertèbre et les nageoires molles, très en arrière.

Espèce-type : *Aulostomoides tyleri* nov. sp.

Derivatio nominis : J'ai pensé rappeler le voisinage avec l'ensemble des Aulostomidae en créant le nouveau genre : *Aulostomoides*.

Aulostomoides tyleri nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.

Type : Bol 00901 MNHN Paris (pl. VII, 1).

Derivatio nominis : J'ai dédié cette nouvelle espèce au Dr J. C. Tyler, mon ami, qui a fait don de cet exemplaire au Muséum de Paris.

L'étude de l'ensemble de ces sept espèces est terminée, la rédaction est achevée et dactylographiée.

Famille des UROSPHENIDAE

Urosphen dubia (de Blainville, 1818, nomen nudum) Woodward, 1901.

Urosphen fistularia Agassiz, 1833-1844.
Urosphen attenuata (?) Eastman, 1914.
Type : 10923 MNHN Paris.

Famille des PARAEOLISCIDAE nov. fam.

DIAGNOSE : Poissons assez voisins des Amphisilidae actuels. Corps enchâssé plus ou moins complètement au sein d'une cuirasse constituée par des scutelles en T ou en croix, plus ou moins développées et ossifiées. Épine dorsale forte, très postérieure, sur laquelle s'articule un aiguillon plus ou moins long. Tête très longue avec un tube rostral plus ou moins allongé et plus ou moins fort ; bouche terminal, petite. Dorsale épineuse réduite ou absente. Ligne latérale présente.

Deux genres fossiles : *Paraeoliscus* et *Aeoliscoides*.

Genre **PARAEOLISCUS** nov. gen.

DIAGNOSE : Corps enchâssé complètement au sein d'une cuirasse constituée par des scutelles en T ou en croix du type solénostomide, très grandes et peu nombreuses, plus ou moins fortement chargées d'éléments osseux. Cuirasse ventrale formée de 10 scutelles en T renversé, plus petites. Épine dorsale forte, très postérieure, sur laquelle s'articule un aiguillon relativement court, cannelé longitudinalement. La base de cette épine est recouverte antérieurement par une scutelle. La partie caudale du corps est très réduite, elle est contenue plus de 5 fois et demie dans la longueur totale sans la caudale ; 12 vertèbres (?) la constituent ; son extrémité est très légèrement arquée vers le bas. La dorsale molle est dirigée vers le haut et vers l'arrière. Tête très longue et relativement élevée, prolongée par un tube rostral assez fort. Bouche terminale, petite. Pelviennes présentes. Pectorales insérées immédiatement en arrière de la tête. Complexe urophore inséré sur les 2 vertèbres terminales, comparable à celui d'*Aulostomus*. Caudale en éventail, avec des rayons segmentés et non divisés. Ligne latérale présente.

ESPÈCE-TYPE : *Paraeoliscus robinetae* nov. sp.

DERIVATIO NOMINIS : J'ai donné à ce nouveau genre le nom de *Paraeoliscus* pour indiquer qu'il présente des caractères qui l'apparentent à la fois aux Amphisilidae et aux Macrorhamphosidae.

Paraeoliscus robinetae nov. sp.

DIAGNOSE : Celle du genre.

Type : IG 23688 Vérone (pl. VI, 2) ; 26123 Padoue.

FORMULES :
V : + 12 caudales (?)
D_2 : 9 (?)
A : 9 (?)
Pect. : 21 (22)
C : (2) — 3 — 5 / 4 — I — (2)

DERIVATIO NOMINIS : Je dédie cette espèce à mon épouse, Marie Josèphe, née ROBINET.

Genre **AEOLISCOIDES** nov. gen.

Diagnose : Cuirasse dorsale formée de scutelles en croix peu nombreuses, très peu ossifiées. Ligne latérale présente. Cuirasse ventrale constituée par 9 (10) scutelles en T renversé, de type solénostomide et peu ossifiées. Axe longitudinal de la queue continuant directement l'axe vertébral du corps. Tête très longue avec un tube rostral très développé représentant environ 3/4 de la longueur de la tête. Aiguillon très long, articulé à l'extrémité d'une épine dorsale prolongeant le tronc. Dorsale épineuse très réduite, accolée à l'épine dorsale. Dorsale molle orientée vers le haut et vers l'arrière. 5 rayons branchiostèges. Pectorales insérées immédiatement en arrière de la tête.

Espèce-type : *Aeoliscoides longirostris* (Agassiz, 1833-1844.)

Derivatio nominis : J'ai donné à ce nouveau genre le nom d'*Aeoliscoides* pour montrer son voisinage avec le genre actuel *Aeoliscus*, tout en indiquant sa séparation d'avec celui-ci.

Aeoliscoides longirostris (Agassiz, 1833-1844).

Amphisile longiriostris Agassiz, 1833-1844.

Diagnose : Celle du genre.

Type : T 184-185 Vérone (pl. VII, 2).

Formules : V : 21, 6 + 15
D_2 : 7 (8)
A : 8
C : ? — 5 / 5 — ?

Famille des Amphisilidae
(= Centriscidae)

Genre **PARAMPHISILE** nov. gen.

Diagnose : Axe vertébral droit et non arqué vers le bas dans sa région postérieure. Cuirasse ventrale constituée par 14 plaques bien ossifiées, s'étendant de l'opercule jusqu'à la caudale. Dorsale épineuse réduite et accolée au bord postérieur du gros aiguillon. Dorsale molle à 7 ou 8 rayons. Anale non observable. Complexe urophore s'insérant sur les deux dernières vertèbres.

Espèce-type : *Paramphisile weileri* nov. sp.

Derivatio nominis : J'ai donné à ce nouveau genre le nom *Paramphisile* pour indiquer ses relations avec le genre actuel.

Paramphisile weileri nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.

Type : 6883 Padoue (pl. VII, 3).

Formules : D_2 : 7 (8)
C : 5 / 6

Derivatio nominis : J'ai donné à cette nouvelle espèce le nom de *weileri*, en l'honneur du Pr W. Weiler.

Famille des Parasynarcualidae nov. fam.

Diagnose : Poissons étroits et très allongés, un peu comparables aux Urosphenidae. Les plaques nuchales (3) semblent présentes. Pas d'écussons latéraux. Pas d'écailles visibles. Les premières vertèbres ne sont pas plus allongées que les vertèbres suivantes. Dorsale 1 en position assez antérieure, constituée par une vingtaine de rayons très grêles, d'allure épineuse. Dorsale 2, en position postérieure, opposée à l'anale ; 10 à 11 rayons. Côtes ventrales présentes. Tête très longue ; région antorbitaire très développée, représentant les 4/5 de la longueur de la tête. Tube rostral très peu élevé. Mandibule très courte, représentant un peu plus de 5 % de la longueur de la tête.

Genre **PARASYNARCUALIS** nov. gen.

Diagnose : Celle de la famille.

Espèce-type : *Parasynarcualis longirostris.*

Derivatio nominis : J'ai donné à ce nouveau genre le nom *Parasynarcualis* parce que, bien que comparable aux représentants des Urosphenidae et des Fistulariidae actuels, ses premières vertèbres ne sont pas allongées et ne semblent pas soudées entre elles pour constituer une partie antérieure ankylosée ou « synarcualia ».

Parasynarcualis longirostris (de Blainville, 1818, nomen nudum).

Fistularia longirostris (de Blainville).

Diagnose : Celle du genre.

Type : 10926 MNHN Paris (pl. VIII, 1).

Formules : V : (60) (exemplaire incomplet)
D_1 : 21 (22)
D_2 : 11
A : 10

Famille des Fistularioididae nov. fam.

Diagnose : Corps très allongé. Des scutelles en T, dans la région antérieure et moyenne, constituent de part et d'autre du corps une crête longitudinale, reliée, semble-t-il, aux apophyses transverses. Une crête ventrale bien ossifiée existe également, son extension peut être plus ou moins grande. Les vertèbres antérieures ne sont pas démesurément allongées et ne constituent pas un synarcualia individualisé. Apophyses neurales et hémales plus ou moins développées. Tête très allongée, avec une longue partie antorbitaire et une bouche terminale ; mandibules développées antéropostérieurement avec dents nombreuses sur les dentaires. Dents pointues ou émoussées dans des alvéoles. Articulation quadratomandibulaire très en arrière. Os du crâne ornés de granulations osseuses plus ou moins pointues. Opercules très allongés. Metacleithra présents. Pectorales présentes. Nageoires dorsale et anale en position très postérieure ; axonostes étroitement accolés les uns aux autres ; rayons très peu nombreux. Complexe urophore simplifié, de type syngnathoïde ; caudale relativement courte.

Genre **FISTULARIOIDES** nov. gen.

Diagnose : Celle de la famille.

Espèce-type : *Fistularioides veronensis* nov. sp.

Derivatio nominis : Malgré son aspect extérieur, ce genre ne peut pas être rangé parmi les Fistulariidae, pas plus d'ailleurs que parmi les Aulostomidae ou les Syngnathidae. J'ai donc jugé nécessaire de marquer cette ressemblance externe tout en le mettant complètement à part et j'ai créé le nouveau genre : *Fistularioides*.

Fistularioides veronensis nov. sp.

Diagnose : Dans la région postérieure du corps, surtout, marqueterie de petits éléments osseux minuscules, pointus ou arrondis. Crête ventrale uniquement au-delà de l'anale. Neurapophyses et hémapophyses, vers l'arrière, longuement étalées, constituant une sorte de muraille dans le plan sagittal de l'animal.

Type : 11101-11102 MNHN Paris (pl. VIII, 2).

Formules : V : 60 (62)
D : 9 (10)
A : 8-9
Pect. : (11)
Pelv. : (7)
C : 2 — I — 6 / 6 — I — 2

Derivatio nominis : J'ai donné à cette nouvelle espèce le nom de *veronensis* pour indiquer l'appartenance de Bolca à la Province de Vérone.

Fistularioides phyllolepis nov. sp.

Diagnose : Sur l'ensemble du corps, écailles assez grandes, présentant une allure étoilée caractéristique ; leur taille augmente de l'avant vers l'arrière. Crête ventrale débutant à partir du milieu du corps et se prolongeant au-delà de l'anale. Neurapophyses légèrement développées et s'élevant de l'avant vers l'arrière ; hémapophyses longuement étalées dans le plan sagittal.

Type : VII C 19-20 Vérone (pl. IX).

Formules : V : 72 (73)
D : 10
A : 8
C : (— I — 11 — I —) ?

Derivatio nominis : J'ai donné à cette espèce le nom manuscrit donné par Jungersen. Ce nom (*phyllolepis* = écailles à allure de feuilles) caractérise bien, en effet, l'espèce étudiée.

*

Pseudosyngnathus opisthopterus (Agassiz, 1833-1844).

Syngnathus opisthopterus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10983-10984 MNHN Paris.

Cette espèce ne peut pas être rangée au sein des Fistularioididae, auxquels elle s'apparente cependant, pas plus qu'elle ne peut être maintenue au sein des Syngnathidae. Elle me paraît devoir constituer le type d'une nouvelle famille.

Famille des Solenostomidae

Calamostoma breviculum Agassiz, 1833-1844.

Rhinellus nasalis Agassiz, 1833-1844.

Types : 10982 MNHN Paris. IG 60-61 Vérone.

Genre **PROSOLENOSTOMUS** nov. gen.

Diagnose (sommaire) : Corps très allongé. Cuirasse constituée par des scutelles cruciformes, imbriquées les unes dans les autres, délimitant des plages plus ou moins abondamment réticulées. Ouverture branchiale très grande. Tête courte avec tube rostral très élevé et bouche terminale ; mandibules très fortes. Une corne assez haute s'élève au-dessus de l'orbite.

Espèce-type : *Prosolenostomus lessinii* nov. sp.

Derivatio nominis : Pour indiquer l'étroit voisinage de ce genre avec la famille des Solenostomidae, notamment à cause de ses scutelles très caractéristiques, je lui ai donné le nom de *Prosolenostomus*. Le nom d'espèce rappelle que les gisements de Bolea se trouvent dans la région du Lessini.

Prosolenostomus lessinii nov. sp.

Diagnose : Celle du genre.

Type : IG 37597 Vérone (pl. VI, 3).

Solenorhynchus elegans (Heckel) de Zigno 1874.

Type : Vienne. Ce type n'a pas encore été retrouvé.

Famille des Syngnathidae

Syngnathus heckeli de Zigno, 1874.

Type : 6856-6857 Padoue.

Cette espèce ne peut pas être rangée dans le genre *Syngnathus* et me semble constituer le type d'un nouveau genre.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VII C 5-6 Vérone.

Syngnathus bolcensis de Zigno, 1887.

Type : 6853-6854 Padoue.

Cette espèce, pas plus que les précédentes, ne correspond nullement à la définition du genre *Syngnathus* Linné, 1758. Elle sera à envisager, me semble-t-il, comme le type d'un nouveau genre et peut-être même d'une nouvelle famille qui se situera au voisinage de la famille des Syngnathidae telle qu'elle est définie de nos jours.

L'ensemble de ces espèces est en cours d'étude mais tous les exemplaires des « Syngnathidae » des différentes collections n'ont pas encore pu être examinés. Il ne m'est donc pas encore possible de donner une diagnose précise des nouveaux genres ou nouvelles espèces qui sont annoncés ici, ceci sera fait dans un avenir assez prochain.

INCERTAE SEDIS

Aulorhamphus bolcensis (Steindachner, 1863).

Calamostoma bolcensis Steindachner, 1863.

Type : 1974 1633 1 Vienne (Autriche) ; lectotype : 26022 Padoue.

Cette espèce n'a rien à voir avec la famille des Macrorhamphosidae dans laquelle elle est généralement rangée ; il sera peut-être nécessaire de l'envisager comme le type d'une nouvelle famille. Son étude est très avancée (J. BLOT).

Ordre des *SCORPAENIFORMES*

Sous-ordre des *SCORPAENOIDEI*

Famille des RHAMPHOSIDAE

Rhamphosus aculeatus (de Blainville, 1818) Agassiz, 1833-1844.

Rhamphosus rastrum Volta, 1796.

Type : 10919 MNHN Paris.

Rhamphosus bisserratus Bassani, 1876.

Type : 8779-8780 Padoue.

Rhamphosus sp.

Type : VII C 15-16 Vérone.

Toutes ces espèces sont actuellement en cours d'étude et la révision de la famille des Rhamphosidae est très avancée. La diagnose de la dernière espèce ne peut pas encore être précisée.

Sous-ordre des *COTTOIDEI*

Famille des COTTIDAE

Eocottus veronensis Volta, 1796.

Gobius macrurus Agassiz, 1833-1844.

Types : 10916 MNHN Paris ; 10917 MNHN Paris.

Cette espèce fait partie du programme de travail de J. BLOT. Sa révision est simplement commencée.

Famille des Pterygocephalidae nov. fam.

Diagnose : Celle du genre, considérablement corrigée et complétée.

Actinoptérygiens au corps allongé, pouvant atteindre 50 mm de longueur ; leur hauteur maximale étant contenue un peu moins de 4 fois dans la longueur totale.

Tête petite ; neurocrâne assez élevé ; cavité orbitaire assez grande. Un très long rayon cephalique s'élève en avant de la cavité orbitaire, au niveau de la région ethmoïdienne (?) et semble s'articuler sur cette dernière. Infraorbitaires présents mais ne s'étendant pas vers l'arrière et n'atteignant pas le préopercule. Prémaxillaires allongés, avec un processus ascendant très long. Dents petites, en série. Préopercule et pièces operculaires bien développées. Mandibule assez longue et relativement élevée. Squelette axial constitué par 23 vertèbres, les 3 dernières correspondant au complexe urophore. 9 vertèbres abdominales et 14 vertèbres caudales. Corps vertébraux un peu plus longs que hauts. Neurapophyses assez fortes, étalées antéropostérieurement à l'avant, plus grêles et plus effilées vers l'arrière. Basiapophyses antérieures bien développées, se continuant par des hémapophyses longues et grêles.

Ceinture scapulaire bien développée ; *margo radialis* très étendue et légèrement arquée ; métacleithrum présent. Nageoires pectorales très développées, 14 à 15 rayons segmentés. Ceinture pelvienne reliée étroitement aux cleithra et se prolongeant assez loin vers l'arrière, les pelviennes naissant au niveau de la sixième vertèbre abdominale. 5 (ou 6) rayons très allongés, segmentés et divisés.

La dorsale débute immédiatement en arrière du neurocrâne et se prolonge presque jusqu'à la nageoire caudale. Partie épineuse (D_1) constituée par 9 rayons, le premier étant très éloigné du second. Partie molle (D_2) formée par 9 (10) rayons segmentés et divisés. L'anale compte 7 (8) rayons très longs, précédés par 3 aiguillons. Caudale bien développée, largement étalée, avec un bord postérieur légèrement arrondi. Complexe urophore caractérisé par deux palettes hypurales bien individualisées et étroitement soudées au centrum préural 1. Le stégural ainsi que 2 épuraux semblent présents. Parhypural étroitement accolé à la palette hypurale ventrale. 10 rayons principaux dont 8 segmentés et des petits rayons latéraux (2 à 4) d'allure épineuse.

Les écailles recouvrent l'ensemble du corps, la région céphalique postérieure ainsi que la base de la caudale. De forme généralement ovalaire, elles sont caractérisées, sauf dans la région ventralomédiane, par une carène osseuse médiane, orientée antéropostérieurement ; leur taille varie suivant les régions du corps. La carène médiane est constituée en réalité par une série de « points » osseux ou « spinules », plus ou moins coalescents.

Ligne latérale présente.

Pterygocephalus paradoxus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10980-10981 MNHN Paris.

L'étude de cette nouvelle famille est achevée. Sa position systématique au sein des Scorpaeniformes reste douteuse et sera sans doute à préciser (J. Blot).

Ordre des *PERCIFORMES*

Sous-ordre des *PERCOIDEI*

Famille des Centropomidae

Eolates gracilis (Agassiz, 1833-1844).

Lates gracilis Agassiz, 1833-1844.

Lates gibbus Agassiz, 1833-1844.
Lates notaeus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10695-10696 MNHN Paris.

Cette espèce étudiée par L. Sorbini a fait l'objet de deux publications, en 1970 et en 1975.

Cyclopoma gigas Agassiz, 1833-1844.

Cyclopoma spinosum Agassiz, 1833-1844.
Smerdis micracanthus Agassiz, 1833-1844.
Smerdis pygmaeus Agassiz, 1833-1844.
Dules medius Agassiz, 1833-1844.
Cyclopoma (?) *micracanthum* Woodward, 1901.
Type : 10712-10713 MNHN Paris.

Cette espèce a été redécrite par L. Sorbini et a fait l'objet d'une publication en 1975.

Famille des Serranidae

Pristigenys substriatus (de Blainville, 1818, nomen nudum) Eastman, 1905.
Type : 10722 MNHN Paris.

L'étude de cette espèce fait partie du programme de travail de L. Sorbini, elle est actuellement en cours.

Serranus rugosus Heckel, 1853.

Serranus ventralis Agassiz, 1839.
Type : 10723 MNHN Paris.

La révision de cette espèce sera faite par L. Sorbini.

Incertae sedis

Au voisinage de la famille des Percichthyidae (Gosline, 1966) ou de celle des Acanthoclinidae (?), à moins qu'il faille y voir le premier représentant marin de la famille des Centrarchidae (?).

Blotichthys coleanus (Agassiz, 1833-1844).

Pygaeus coleanus Agassiz, 1833-1844.
Pygaeus egertoni Agassiz, 1833-1844.
Pygaeus gibbus Agassiz, 1833-1844.
Type : P 551-3821 B.M. Londres.

L. Sorbini a achevé l'étude de cette espèce qui a été publiée en 1979.

Famille des Apogonidae

Apogon spinosus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10720-10721 MNHN Paris.

Cette espèce est actuellement en cours de révision (L. Sorbini).

Famille des Acropomatidae (= Acropomidae)

Acropoma lepidotus (Agassiz, 1833-1844).
Labrax (?) *lepidotus* Agassiz, 1833-1844.
Type : 744 Munich.

Espèce étudiée par L. Sorbini et publiée en 1975.

Par ailleurs, l'espèce *Labrax schizurus* Agassiz, 1833-1844, dont le type se trouve à Paris, 10749-10750 MNHN, n'a pas encore pu être rangée d'une manière précise dans la systématique. Son état de conservation est relativement défectueux (L. Sorbini).

Famille des Percidae

Dules temnopterus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10731-10732 MNHN Paris.

Selon L. Sorbini (1975), l'attribution de cette espèce au genre *Dules* est très problématique. Son étude est en cours.

Famille des Potamidae

Carangopsis brevis (de Blainville, 1818, nomen nudum) Woodward, 1901.
Carangopsis latior Agassiz, 1833-1844.
Type : 10892-10893 MNHN Paris.

Carangopsis dorsalis Agassiz, 1833-1844.
Carangopsis maximus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10896-10897 MNHN Paris.

Ces deux espèces ont été révisées par J. Blot et publiées en 1969.

Famille des DUCTORIDAE Blot, 1969

Ductor vestenae Volta, 1796.

Ductor leptosomus (de Blainville, 1818, nomen nudum) de Zigno, 1874.
Type : 10855-10856 MNHN Paris.

La révision de cette espèce a été faite par J. BLOT et publiée en 1969. Ses principales caractéristiques ont conduit à la création d'une nouvelle famille qui pourrait se situer au voisinage de la famille des Rachycentridae.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 1861 XXI 154 Vienne (Autriche).

Cette nouvelle espèce, simplement déterminée par HECKEL comme *Ductor massalongi*, n'a fait l'objet d'aucune publication. Elle est actuellement en cours d'étude (J. BLOT). Sa position systématique n'est pas certaine et je ne peux pas encore en donner une diagnose précise.

Famille des CARANGIDAE

Caranx primaevus Eastman, 1904.

Type : Mus. Comp. Zool., Harvard (USA).

La révision de cette espèce n'a pas encore été entreprise d'une manière approfondie par J. BLOT.

Seriola prisca (Agassiz, 1833-1844).

Lichia prisca Agassiz, 1833-1844.
Seriola analis Agassiz, 1833-1844.
Carangopsis analis Agassiz, 1833-1844.
Lichia analis Agassiz, 1833-1844.
Seriola lata Heckel, 1854.
Type : 10839-10840 MNHN Paris.

Ceratoichthys pinnatiformis (de Blainville, 1818, nomen nudum) Blot, 1969.

Platax pinnatiformis de Blainville, 1818, nomen nudum.
Platax altissimus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10766-10767 MNHN Paris.

Vomeropsis triurus Volta, 1796.

Vomeropsis elongatus Heckel, 1854.
Vomeropsis longispinus Agassiz, 1833-1844.
Vomeropsis valenciennesi Bassani, 1876.
Type : 10875-10876 MNHN Paris.

La révision de ces trois espèces a été faite par J. BLOT et publiée en 1969.

Famille des Trachinotidae

Paratrachinotus tenuiceps (Agassiz, 1833-1844).

Trachinotus tenuiceps Agassiz, 1833-1844.
Type : 10879-10880 MNHN Paris.

L'étude de eette espèce a été réalisée par J. Blot et publiée en 1969.

Famille des Menidae

Mene rhombea Volta, 1796.

Gasteronemus rhombeus Agassiz, 1833-1844.
Type (lectotype) : 24 Munich.

Mene oblonga Agassiz, 1833-1844.

Gasteronemus oblongus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10890-10891 MNHN Paris.

La révision de ces deux espèces a été faite par J. Blot et publiée en 1969.

Famille des Exelliidae (= Semiophoridae)

Exellia velifer (Volta, 1796)

Semiophorus velicans (de Blainville, 1818, nomen nudum) Agassiz, 1833-1844.
Semiophorus velifer Volta, 1796.
Semiophorus massalongianus de Zigno, 1874.
Semiophorus gigas de Zigno, 1878.
Semiophorus parvulus Szajnocha, 1885.
Type : 10760-10761 MNHN Paris.

L'étude de cette espèce a été faite par J. Blot et publiée en 1969. La famille des Exelliidae semble se situer au voisinage des Caristiidae (= Elephenoridae).

Famille des Pristipomidae (= Pomadasyidae)

Pomadasys furcatus (Agassiz, 1833-1844).

Pristipoma furcatum Agassiz, 1833-1844.
Type : 10753-10754 MNHN Paris.

L'étude de eette espèce fait partie du programme de travail de J. Blot, elle n'est pas encore eommeneée.

Famille des SPARIDAE

Dentex crassispinus Agassiz, 1839.
Type : 10810-10811 MNHN Paris.

Dentex leptacanthus Agassiz, 1839.
Type : 10809-10809a MNHN Paris.

Dentex microdon Agassiz, 1839.
Type : 14 Munich.

Dentex ventralis Agassiz, 1839.
Type : Autrefois, collection HILBERT, sa trace n'a pas encore été retrouvée.

Sparnodus elongatus Agassiz, 1833-1844.
Types : 10803-10804 MNHN Paris ; 10724 MNHN Paris.

Sparnodus microstomus Agassiz, 1833-1844.
Dentex breviceps Agassiz, 1833-1844.
Types : 10727-10728 MNHN Paris ; 10726 MNHN Paris ; 10729-10730 MNHN Paris.

Sparnodus vulgaris Agassiz, 1833-1844.
Types : 10793 MNHN Paris ; 10796-10797 MNHN Paris ; 10789-10790 MNHN Paris ; 10805-10806 MNHN Paris.

Sparnodus lethriniformis Szajnocha, 1886.
Type : Cracovie (Pologne).

Pagellus microdon Agassiz, 1833-1844.
Type : 10784-10785 MNHN Paris.

Pelates quindecimalis Agassiz, 1833-1844.
Type : 10734-10735 MNHN Paris.

La révision des différentes espèces rangées jusqu'ici dans la famille des Sparidae est bien avancée. Elle fait partie du programme de travail de J. BLOT. L'étude des représentants de l'espèce *Sparnodus vulgaris* conservées aux musées de Vérone et de Padoue a été faite partiellement par Mlle Ch. TAGLIARO sous la direction de L. SORBINI. Ce travail sera repris et intégré dans la publication à venir.

Famille des MULLIDAE

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 24561 Vérone.

L'étude de cette nouvelle espèce est bien avancée (J. BLOT). Il semble que l'on puisse la situer au voisinage de la famille des Mullidae.

Famille des MONODACTYLIDAE

Psettopsis subarcuatus (de Blainville, 1818, nomen nudum) Blot, 1969.

Pomacanthus subarcuatus de Blainville, 1818, nomen nudum.
Type : 10786 MNHN Paris.

Pasaichthys pleuronectiformis Blot, 1969.

Type : V D 96-97 Vérone.

L'étude de ces deux espèces a été réalisée par J. BLOT et publiée en 1969.

Famille des AMPHISTIIDAE Blot, 1969

Amphistium paradoxum Agassiz, 1833-1844.

Amphistium bozzianum Massalongo, 1859.
Amphistium longipenne de Zigno, 1887.
Type : 10878-10879 MNHN Paris.

L'étude de cette espèce a été faite par J. BLOT et publiée en 1969.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : A 3404-3410 Vienne (Autriche).

Cette nouvelle espèce, dont l'étude est en cours, présente un certain nombre d'affinités avec *Amphistium paradoxum*. Il n'est pas encore possible d'en donner une diagnose.

Famille des TOXOTIDAE

Nov. gen.-nov. sp. — Type : A 3482-1855 VI 48 Vienne (Autriche).

L'étude de cette nouvelle espèce est en cours ; il semble qu'il s'agisse d'un représentant de la famille des Toxotidae. Il n'est pas encore possible d'en donner une diagnose.

Famille des EPHIPPIDAE

Archaephippus asper (Volta, 1796) Blot, 1969.

Ephippus rhombus (de Blainville, 1818).
Ephippus oblongus Agassiz, 1833-1844.
Ephippus longipennis Agassiz, 1833-1844.
Type : 10777 MNHN Paris.

La révision de cette espèce par J. BLOT est achevée et a été publiée en 1969.

Famille des PLATACIDAE

Eoplatax papilio (Volta, 1796) Blot, 1969.

Platax papilio Volta, 1796.
Platax subvespertilio (de Blainville, 1818).
Platax macropterygius Agassiz, 1833-1844.
Platax plinianus Massalongo, 1859.
Type : 10769-10770 MNHN Paris.

La révision de cette espèce a été faite par J. BLOT et publiée en 1969.

Platax quadrula (?) (Heckel Mss) nomen nudum.

Type : 1843 XXV 4 a-b Vienne (Autriche).

Cette nouvelle espèce, en cours d'étude, semble avoir fait l'objet d'une détermination manuscrite de HECKEL. Aucune publication n'a été retrouvée la concernant. Peut-être appartient-elle au genre *Eoplatax* ? Aucune diagnose ne peut encore en être donnée (J. BLOT).

Famille des SCATOPHAGIDAE

Scatophagus frontalis Agassiz, 1833-1844.

Types : 10751-10751a MNHN Paris ; VIII C 62-63 Vérone.

Cette espèce a été révisée par J. BLOT et publiée en 1969.

Famille des CHAETODONTIDAE

Genre **PYGAEUS** Agassiz, 1833-1844

AGASSIZ et les auteurs qui lui ont succédé ont rangé dans ce genre un certain nombre d'espèces très disparates. Une révision d'ensemble, provisoire, m'a permis de faire un premier découpage au sein de ce « ramassis ».

Pygaeus bolcanus Volta, 1796.

Pygaeus gigas Agassiz, 1833-1844.
Type : 10782-10783 MNHN Paris.

Cet exemplaire est l'original de la planche LIX de VOLTA, déterminé comme *Sparus bolcanus*, et ne correspond par à la planche XX d'AGASSIZ qui reproduit, semble-t-il, la planche XLVI de VOLTA : *Labrus punctatus*. Le nom spécifique *bolcanus*, réintroduit par EASTMAN en 1905 pour remplacer la détermination d'AGASSIZ, me

semble devoir être conservé puisqu'il correspond à l'exemplaire de la planche LIX de Volta, pris en référence par Agassiz pour la description de son espèce. Cette espèce *P. bolcanus* (= *P. gigas*) est considérée par cet auteur comme l'espèce-type du nouveau genre *Pygaeus*.

Pygaeus nobilis Agassiz, 1833-1844.
Type : 8374-8375 Haarlem (Pays-Bas).

Pygaeus oblongus Agassiz, 1833-1844.
Type : Tubingen (RFA).

Pygaeus nuchalis Agassiz, 1833-1844.
Type : sa localisation n'a pas encore été possible.

Pygaeus dorsalis Agassiz, 1833-1844.
Type : Munich.

Au cours de la seconde guerre mondiale, cet exemplaire a, semble-t-il, disparu.

Pygaeus gaudryi de Zigno, 1887.
Acanthurus gaudryi de Zigno, 1887.
Type : Padoue (?).

Malgré toutes les recherches effectuées, le type de cette espèce n'a pas encore été retrouvé.

Pygaeus agassizi Eastman, 1904.
Acanthopygaeus agassizi : Leriche, 1906.
Type : Harvard College, Cambridge, (USA).

La contre-empreinte de ce type se trouve au British Museum (N.H.), à Londres : P 9832.

Pygaeus concinnus Leriche, 1906.
Type : Musée géologique de Lille.

Parapygaeus polyacanthus Pellegrin, 1907.
Type : 1955 1 249 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII D 200-201 Vérone.

Cet exemplaire avait été déterminé comme *Acanthurus gazolai* par Massalongo et introduit dans le genre *Pygaeus* par Eastman (1904). Il ne peut, en aucune façon, s'agir du genre *Pygaeus*.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 1855 VI 2 Vienne (Autriche).

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 25-48 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 32-47 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII D 202 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : S 60-61 Vérone.

Toutes ces espèces sont en cours d'étude par J. Blot. Leur détermination exacte et leur diagnose ne peuvent pas encore être précisées.

Il est bien évident que le « groupe Pygaeus », ainsi que le suggérait Agassiz, devra obligatoirement éclater et que l'appartenance de tous ces genres et de toutes ces espèces à la famille des Chaetodontidae reste des plus problématiques.

Dès maintenant, l'espèce *Pygaeus coleanus* Agassiz, 1833-1844, avec ses synonymes : *P. egertoni* et *P. gibbus*, a été redécrite par L. Sorbini (1979) et déterminée comme *Blotichthys coleanus*. On peut situer cette espèce, semble-t-il, au voisinage de la famille des Centrarchidae (?) groupant uniquement des Poissons d'eau douce, ou plutôt au voisinage de la famille indopacifique des Acanthoclinidae.

Famille des Enoplosidae

Enoplosus pygopterus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10847 MNHN Paris.

L'étude de cette espèce fait partie du programme de travail de J. Blot, elle n'a pas encore été commencée.

Famille des Pomacentridae

Odonteus pygmaeus de Zigno, 1874.

Type : 6892-6893 Padoue.

Odonteus sparoides Agassiz, 1833-1844.

Type : 10752-10752a MNHN Paris.

Les exemplaires du Carnegie Museum rangés par Eastman (1911) dans cette espèce, ne correspondent pas au type de Paris. Il sera donc nécessaire de les en séparer et de créer une nouvelle espèce, sinon un nouveau genre.

Ces deux espèces sont en cours de révision par J. Blot. Selon Arambourg (1927), elles n'auraient rien à voir avec le genre *Odonteus* et la famille des Pomacentridae.

Famille des Arambourgellidae nov. fam.
(= Carangodidae Blot, 1969)

Genre **ARAMBOURGELLA** nov. gen.

Diagnose : Cf. Blot, 1969, diagnose de *Carangodes.*

Espèce-type : *Arambourgella cephala.*

Derivatio nominis : L'étude de cette espèce a été faite par J. Blot et publiée en 1969. Le nom de genre : *Carangodes*, créé par Heckel en 1856, ne peut pas être conservé ; il est, en effet, trop voisin du genre *Carangoides* créé par Bleeker en 1851 pour un Poisson de la famille des Carangidae. J'ai donc créé le nouveau genre *Arambourgella* et la nouvelle famille des Arambourgellidae en l'honneur du Pr C. Arambourg qui a guidé mes premiers pas en Paléoichthyologie.

Arambourgella cephala (Heckel, 1856).

Carangodes cephalus Heckel, 1856.
Type : 8807-8808 Padoue.

Famille des Sphyraenidae

Sphyraena bolcensis Agassiz, 1833-1844.

Type : 11012-11013 MNHN Paris.

Quelques exemplaires de cette espèce ont déjà été étudiés mais la révision générale n'est pas encore commencée.

Sous-ordre des *LABROIDEI*

Famille des Labridae

Labrus (?) **valenciennesi** Agassiz, 1833-1844.

Type : 10914-10915 MNHN Paris.

Eolabroides szajnochae (de Zigno, 1887).

Crenilabrus (?) szajnochae de Zigno, 1887.
Symphodus szajnochae Eastman, 1904.
Type : 6898 Padoue.

Gillidia antiquus (Agassiz, 1833-1844).

Toxotes antiquus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10812-10813 MNHN Paris.

La révision de ces trois espèces est à peine ébauchée ; elle fait partie du programme de travail de J. Blot.

Sous-ordre des *TRACHINOIDEI*

Famille des TRACHINIDAE (= CALLIPTERYGIDAE)

Callipterys recticaudus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10815-10816 MNHN Paris.

Callipteris speciosus Agassiz, 1833-1844.

Type : 18022-10823a MNHN Paris.

La révision de ces deux espèces n'est pas encore commencée ; elle fait partie du programme de travail de J. BLOT.

Sous-ordre des *BLENNIOIDEI*

Famille des BLENNIIDAE

Oncolepis isseli Bassani, 1897.

Type : Padoue.

La révision de cette espèce est à peine ébauchée (J. BLOT).

Sous-ordre des *GOBIOIDEI*

Famille des GOBIIDAE (?)

Gobius (?) **microcephalus** Agassiz, 1833-1844.

Type : 11067-11068 MNHN Paris.

La révision de cette espèce par J. BLOT n'est pas encore commencée.

Sous-ordre *ACANTHUROIDEI*

Famille des ACANTHURIDAE (+ ZANCLIDAE et NASEIDAE)

Acanthonemus subaureus (de Blainville, 1818, nomen nudum) Eastman, 1911.

Acanthonemus filamentosus Agassiz, 1833-1844.

Type : 10904-10905 MNHN Paris.

Cette espèce a été complètement révisée et sa révision publiée en 1969 par J. BLOT.

Acanthurus ovalis (?) Agassiz, 1833-1844.

Type : Musée de Bristol.

Acanthurus gaudryi de Zigno, 1887.

Type : Padoue, où il n'a pas encore été retrouvé.

Acanthurus gazolai Massalongo, 1859.

Type : VIII D 200-201 Vérone.

Ces deux dernières espèces ont été rangées, par la suite, dans la famille des Chaetodontidae (Woodward, 1901), puis introduites dans le genre *Pygaeus* par Eastman (1904), mais ceci sera à revoir.

Acanthurus sp.

Type : 16130-17020 B.M. Londres.

Acanthurus tenuis Agassiz, 1833-1844.

Type : 10801-10807 MNHN Paris.

L'étude réalisée en collaboration avec J. C. Tyler, me permet d'affirmer que cette espèce n'appartient en aucune manière au genre *Acanthurus* et qu'elle correspond à un nouveau genre.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 421 — IG 24552 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 12064 Padoue.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII C 58-59 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII C 50 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 3 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 4 Chiampo (Italie). Il n'est pas possible actuellement d'étudier cet exemplaire.

Genre **TYLERICHTHYS** nov. gen.

Diagnose : Poissons assez proches des Acanthuridae. Dorsale épineuse réduite : 5 (4) aiguillons, le premier étant très court. Axonostes dorsaux régulièrement disposés entre chaque neuracanthe dans la région antérieure du corps. Dorsale molle étendue : une trentaine de rayons segmentés et divisés. Anale bien développée avec 3 aiguillons antérieurs et 25 (26) rayons mous. Entre la première et la seconde hémacanthe, le nombre des axonostes est très réduit, 3 ou 4. Absence de plaques caudales portant un aiguillon.

Espèce-type : *Tylerichthys nuchalis* (Agassiz, 1833-1844).

Derivatio nominis : J'ai dédié ce nouveau genre à mon ami J. C. Tyler.

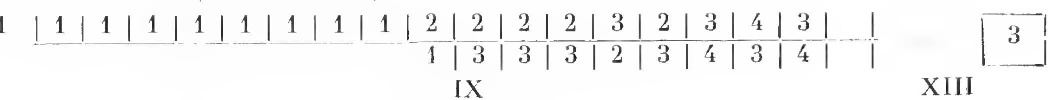
Tylerichthys nuchalis (Agassiz, 1833-1844).

Naseus (*Naso*) *nuchalis* Agassiz, 1833-1844.

DIAGNOSE : Celle du genre.

FORMULES : V : 9 + 13
D_1 : V (1 + IV)
D_2 : 29
A : III + 25 (26)
C : 6 — I — 7 / 7 — I — 6

FORMULE BLOT (Cf. BLOT, 1969).



Type : 10910 10911 MNHN Paris (pl. X).

Tylerichthys sp.

Naseus intermedius (de Zigno Mss, nomen nudum).
Type : 6917-6918 Padoue.

Tylerichthys sp.

Type : 10958-10959 B.M. Londres.

Naseus (**Naso**) **rectifrons** Agassiz, 1833-1844.

Type : 10908-10909 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 10427 B.M. Londres.

Nov. gen.-nov. sp. — Type 8701-8702 Padoue.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII C 58_A-59_B Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : A 3429-3433 Vienne (Autriche).

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 13 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 1 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 11893 Padoue.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 90 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 5-6 Chiampo (Italie). Il n'est pas possible actuellement d'étudier ces exemplaires.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : B 1965 13 Vérone.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 11609-11610 Padoue.

Ces deux dernières espèces seront à ranger au sein du même genre.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VIII C 68 Vérone.

Eozanclus brevirostris (Agassiz, 1833-1844).

Zanclus brevirostris Agassiz, 1833-1844.
Type : 10740-10741 MNHN Paris.

Cette espèce étudiée par J. Blot et C. Voruz a fait l'objet d'une publication en 1970 et d'une autre en 1975.

Nov. gen.-nov.sp.

Aulorhampus canossai Heckel, 1856.

Type : Vérone, mais l'exemplaire n'a pas encore été retrouvé.

Toutes les espèces de la famille des Acanthuridae sont actuellement en cours de révision par J. Tyler et J. Blot et leur étude est très avancée. Toutefois, il n'est pas possible d'en préciser les diagnoses pour le moment, ceci sera fait dans une publication ultérieure.

Sous-ordre des *SCOMBROIDEI*

Famille des Scombridae
(+ Cybiidae et Thunnidae)

Nov. gen.-nov. sp. — Type : Musée de Modène (Italie).

Cette espèce est actuellement en cours d'étude par L. Sorbini et J. Blot.

Thynnus bolcensis Agassiz, 1833-1844.

Type : 11010-11011 MNHN Paris.

Cette espèce n'appartient pas au genre *Thynnus*.

Thynnus lanceolatus Agassiz, 1833-1844.

Thynnus latior Agassiz, 1833-1844.

Types : 10827-10828 MNHN Paris ; 10829-10830 MNHN Paris.

Cette espèce n'appartient pas au genre *Thynnus* et correspond au type d'un nouveau genre qui sera créé ultérieurement.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : VI N 4-5 Vérone.

Thynnus propterygius Agassiz, 1833-1844.

Auxis (?) *propterygius* : Woodward, 1901.

Type : 10814 MNHN Paris.

Ces quatre espèces font partie du programme de travail de J. Blot et sont actuellement en cours d'étude. Leur diagnose ainsi que celle des nouveaux genres ne peuvent pas encore être précisées.

Scomberomorus speciosus Agassiz, 1833-1844.

Cybium speciosum Agassiz, 1833-1844.

Type : 10848-10849 MNHN Paris.

Scomberomorus tenuis Agassiz, 1833-1844.

Cybium tenue Agassiz, 1833-1844.
Type : Il n'est pas précisé.

La révision de ces deux espèces n'est pas encore commencée (J. Blot).

Famille des Blochiidae

Blochius longirostris Volta, 1796.
Type : 10868-10869 MNHN Paris.

Blochius moorheadi Eastman, 1911.
Type : Carnegie Museum (USA).

Ces deux espèces sont actuellement en cours d'étude (H. Firestine).

Ordre des *PLEURONECTIFORMES*

Famille des Bothidae

Eobothus minimus (Agassiz, 1833-1844).

Rhombus minimus Agassiz, 1833-1844.
Type : AS 68 Munich.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : Vérone.

La révision de la première espèce est assez avancée. Quant à l'étude de la seconde, mise au jour en 1977, elle n'est pas encore commencée (J. Blot).

Ordre des *TETRAODONTIFORMES*

Sous-ordre des *BALISTOIDEI*

Super-famille des Ostracionтoidea

Famille des Aracanidae

Proaracana dubia (de Blainville 1818) Tyler, 1975.

Ostracion dubia de Blainville, 1818, nomen nudum.
Type : 10974-10975 MNHN Paris.

Eolactoria sorbinii Tyler, 1975.
Type : 6-7 Vérone.

Famille des Triacanthidae

Sous-famille des Eoplectinae Tyler, 1975

Eoplectus bloti Tyler, 1975.
Type : NS 52-53 Vérone.

Zignoichthys oblongus (de Zigno, 1874).
Ostracion oblongus de Zigno, 1874.
Type : 6709 Padoue.

Ces quatre espèces ont été révisées ou étudiées par J. Tyler. Ce travail a été publié en 1975.

Sous-famille des Spinacanthinae Tyler

Spinacanthus cuneiformis (de Blainville, 1818, nomen nudum) Eastman, 1905.
Type : 10918 MNHN Paris.

Spinacanthus imperialis (Massalongo, 1859).
Protobalistum imperiale Massalongo, 1859.
Type : Vérone.

Protacanthodes ombonii (de Zigno, 1884).
Acanthopleurus ombonii Leriche, 1906.
Protobalistum ombonii de Zigno, 1884.
Type : Padoue.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : T 18 Vérone.

Toutes ces espèces sont actuellement en cours de révision par J. Blot.

Sous-ordre des *TETRAODONTOIDEI*

Famille des Tetraodontidae

Tetraodon pygmaeus de Zigno, 1887.
Type : 6890-6891 Padoue.

Diodon erinaceus Agassiz, 1833-1844.
Type : P 3873 B.M. Londres.

Diodon heptadiodon Portis, 1889.
Enneodon echinus Heckel, 1853.
Type : 1853 XXVII 6 a-b Vienne (Autriche).

Diodon minimus (de Zigno Mss).
Type : 6894 Padoue.

Cette espèce semble n'avoir jamais été décrite, sa validité n'a pas été vérifiée.

Diodon tenuispinus Agassiz, 1833-1844.
Type : 10976-10977 MNHN Paris.

La révision de ces cinq espèces n'est pas encore commencée, elle fait partie du programme de travail de J. Blot.

Incertae sedis

Nov. gen.-nov. sp. — Type : IG 37590-37591 Vérone.

Rhamphognathus paralepoides Agassiz, 1833-1844.
Type : 10874 MNHN Paris.

Cette espèce ne peut absolument pas être rangée dans le genre *Rhamphognathus* tel qu'il a été défini par Agassiz.

Rhamphognathus sphyraenoides (Agassiz, 1833-1844).
Mesogaster sphyraenoides Agassiz, 1833-1844.
Type : 10854 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 10852-10853 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : C VI 1 Vérone.

Cette espèce actuellement en cours d'étude, ne peut pas encore être située avec précision dans la systématique. Elle semble devoir être rapprochée des Scombroidei.

Pegasus volans Volta, 1796.
Type : 10985-10986 MNHN Paris.

Nov. gen.-nov. sp. — Type : 225-226 Vérone.

La révision de ces différentes espèces est plus ou moins avancée, mais les diagnoses des nouveaux genres ou des nouvelles espèces ne peuvent pas encore être précisées d'une manière définitive. Cette étude fait partie du programme de travail de J. Blot.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cette bibliographie ne donne que l'ensemble des travaux publiés depuis 1962. Pour une bibliographie plus complète, on se reportera au premier volume des « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca » (BLOT, 1969).

BLOT, J., 1966. — Note relative à la valeur spécifique de *Platax plinianus* Massalongo, 1859. Mem. Mus. Civ. Stor. Nat., Verona, **14** : 101-104, 3 pl.

— 1966-1967. — Quelques remarques préliminaires concernant la faune ichthyologique du Monte Bolca (Italie). Coll. Intern. CNRS (Paris, juin 1966), Paris, **163** : 133-138, 2 pl.

— 1969. — Les Poissons fossiles du Monte Bolca : Carangidae, Menidae, Ephippidae et Scatophagidae. « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **1** : 1-540, 160 fig., 58 tab. 100 pl.

BLOT, J., & C. VORUZ, 1970. — Les Poissons fossiles du Monte Bolca : la famille des Zanclidae. Mem. Mus. Civ. Stor. Nat., Verona, **18** : 31-42, 2 pl.

BLOT, J., 1975. — A propos des Téléostéens primitifs : l'ordre des Apodes. Coll. Intern. CNRS, (Paris, juin 1973), Paris, **218** : 281-292, 1 fig., 1 tabl.

BLOT, J., & C. VORUZ, 1975. — La famille des Zanclidae. « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **2** : 233-271, 18 fig., 2 tabl., 5 pl.

BLOT, J., 1976. — Les Anguilliformes fossiles du Monte Bolca. 2e Congrès Européen des Ichthyologistes Européens, Paris, 1976, *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.*, Nantes, **40** (3 & 4) : 509-511, 1 tabl.

— 1978. — Les Anguilliformes du Monte Bolca. « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **3** (1) : 1-260, 120 fig., 21 tabl., 39 pl.

CADROBBI, M., 1962. — Gli Anguilliformi fossili di Monte Bolca conservati nel Museo dell'Istituto di Geologia dell'Università di Padova. Mem. Istit. Geol. e Min. Univ. Padova, **22** : 1-91, 3 fig., 12 pl.

CAPPETTA, H., 1975. — Les Sélaciens éocènes du Monte Bolca. I. Les Carcharhinidae. « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **2** : 279-305, 12 fig., 2 tabl., 8 pl.

SORBINI, L., 1970. — Un nuovo genere fossile nell'ittiofauna di M. Bolca : *Eolates* nov. gen. Mem. Mus. Civ. Stor. Nat., Verona, **18** : 11-29, 10 fig.

— 1975*a*. — Evoluzione e distribuzione del genere fossile *Eolates* e suoi rapporti con il genere attuale *Lates* (Pisces, Centropomidae). « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **2** : 1-43, 10 fig., 6 tabl., 10 pl.

— 1975*b*. — Studio Paleontologico di *Acropoma lepidotus* (Agassiz), (Pisces, Acropomidae). « Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **2** : 177-197, 16 fig., 1 tabl., 5 pl.

— 1975*c*. — Gli Holocentridae di M. Bolca, II : *Tenuicentrum pattersoni* (nov. gen., nov. sp.). Nuovi dati a favore dell'origine monoliletica dei Beryciformi (Pisces). *Ibid.*, Verona, **2** : 455-472, 9 fig., 1 tabl., 4 pl.

SORBINI, L., & R. TIRAPELLE, 1975. — Gli Holocentridae di M. Bolca, I : *Eoholocentrum* (nov. gen.), *Eoholocentrum macrocephalum* (de Blainville) (Pisces, Actinopterygii). *Ibid.*, Verona, **2** : 205-228, 6 fig., 1 tabl., 4 pl.

SORBINI, L., 1979*a*. — *Blotichthys*, Un nouveau genre parmi les Perciformes généralisés de Bolca. *Ibid.*, Verona, **4** : 1-12, 4 fig., 1 tabl., 5 pl.

— 1979*b*. — Les Holocentridae du Monte Bolca. III : *Berybolcensis leptacanthus* (Agassiz). *Ibid.*, Verona, **4** : 19-35, 3 fig., 2 tabl., 3 pl.

— 1979*c*. — Résultats de la révision des Béryciformes et des Perciformes généralisés du Monte Bolca. *Ibid.*, Verona, **4** : 41-48.

SORBINI-FRIGO, M., & L. SORBINI, 1975. — Revisione del genere fossile *Cyclopoma* Agassiz e suoi rapporti con l'alttuale genere *Percalates* Ramsay e Ogilby (Pisces). *Ibid.*, Verona, **2** : 55-84, 11 fig., 2 tabl., 18 pl.

TYLER, J., 1968. — A monograph on Plectognath Fishes of the Superfamily Triacanthoidea. Monograph 16, Acad. Nat. Sc., Philadelphie : 1-364, 209 fig., 35 tabl.

— 1975*a*. — A new species of Boxfish from the Eocene of Monte Bolca Italy. The first unquestionable fossil record of the Ostraciontidac. « Studi c ricerche sui giacimenti terziari di Bolca », Verona, **2** : 103-118, 7 fig., 8 pl.

— 1975*b*. — A new spccies of Triacanthodid Fish (Plectognathi) from the Eocene of Monte Bolca, Italy, rcpresenting a new subfamily ancestral to the Triodontidae and the other Gymnodonts. *Ibid.*, Verona, **2** : 127-149, 1 fig., 6 pl.

Manuscrit déposé le 27 juin 1980.

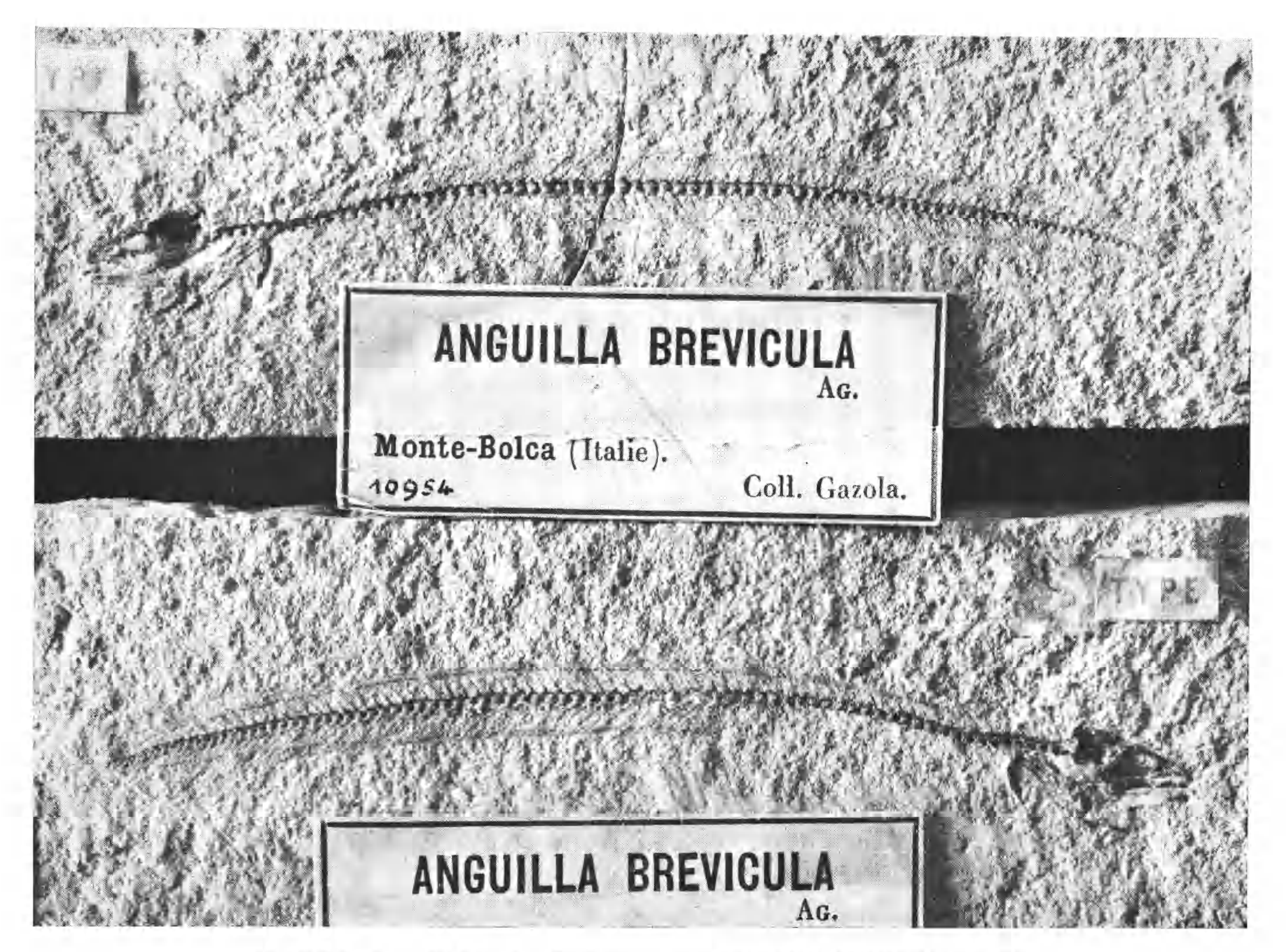


PLANCHE I. — *Whitapodus breviculus* (Agassiz) 10954-10955 MNHN (× 3/2).

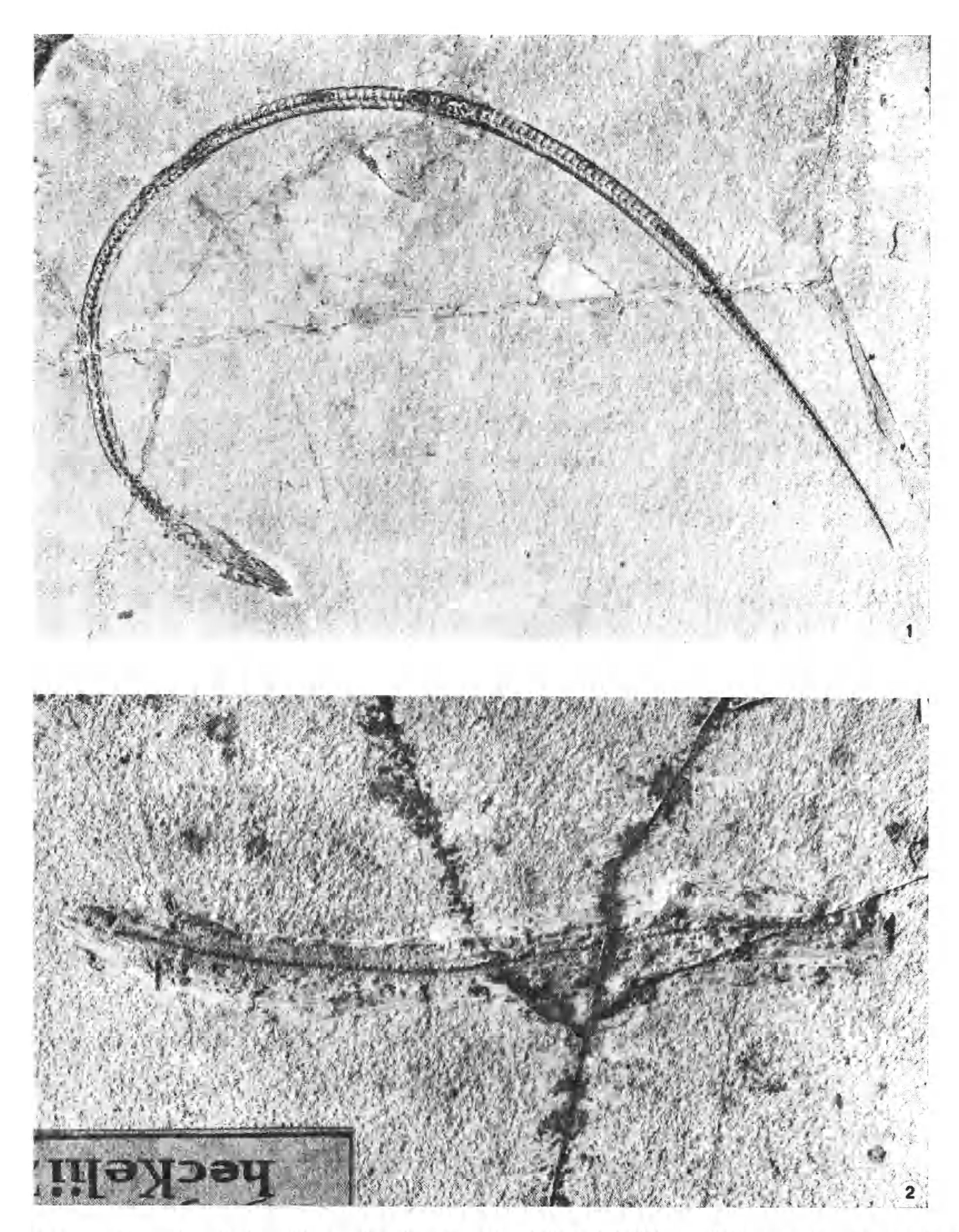


PLANCHE II. — 1 : *Goslinophis acuticaudus* (Agassiz) 10994 (MNHN (× 3/5 env.). 2 : *Patavichthys bolcensis* (Bassani) 9153 Padoue (× 1).

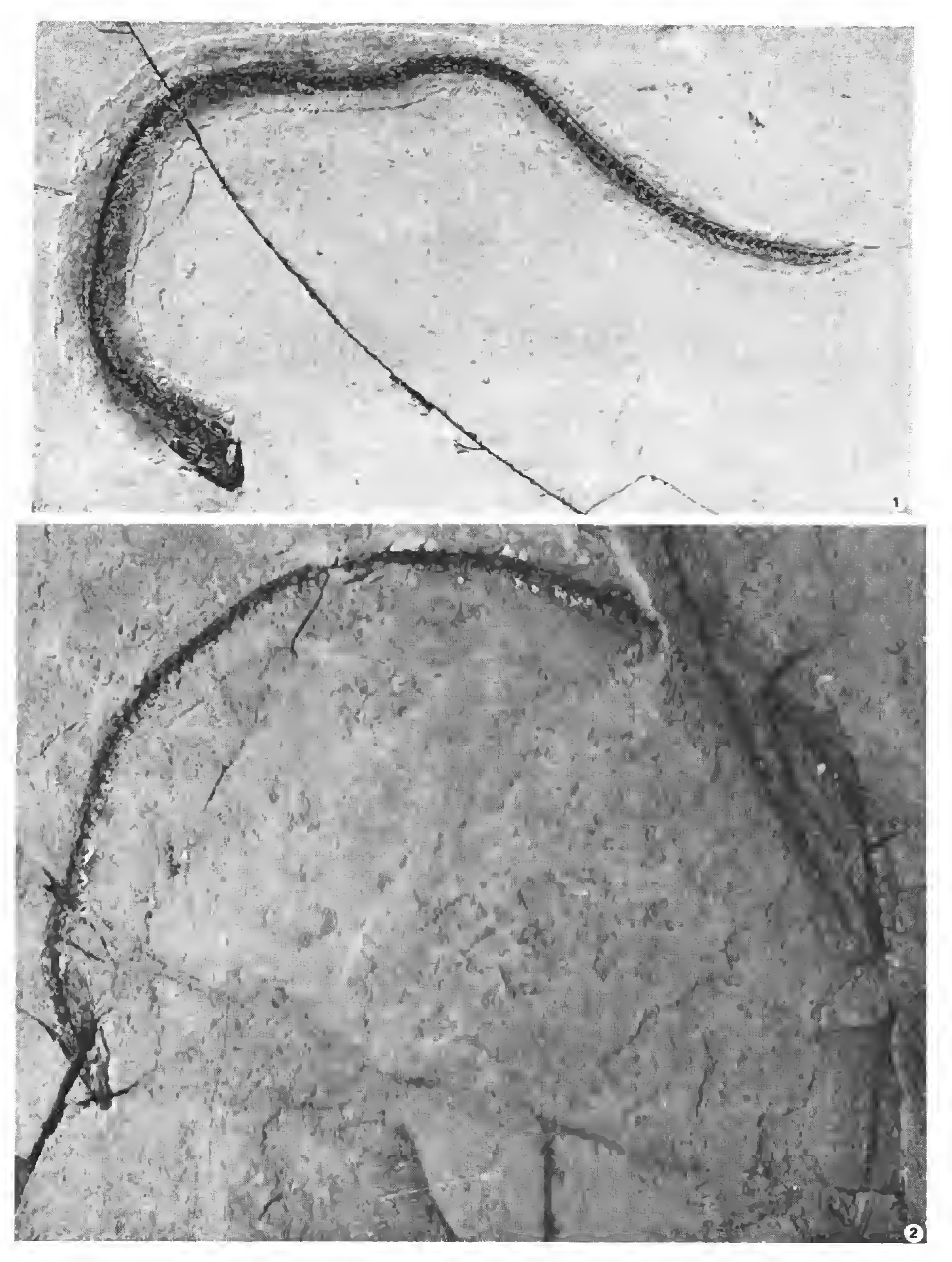


PLANCHE III. — 1 : *Bolcanguilla brachycephala* nov. sp. MMV 120 Milan (× 1/2). 2 : *Gazolapodus homopterus* nov. sp. VII A 20-20 bis Vérone (× 3/2 env.).





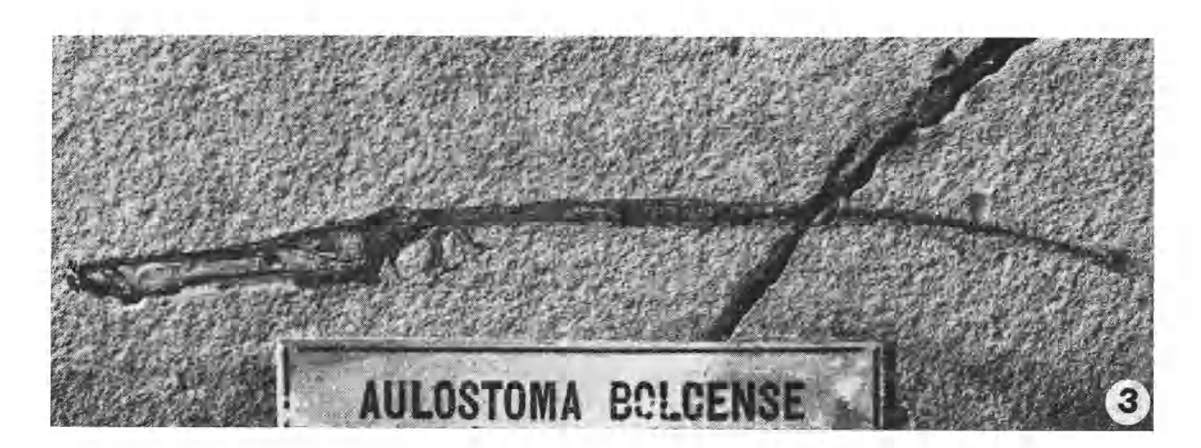
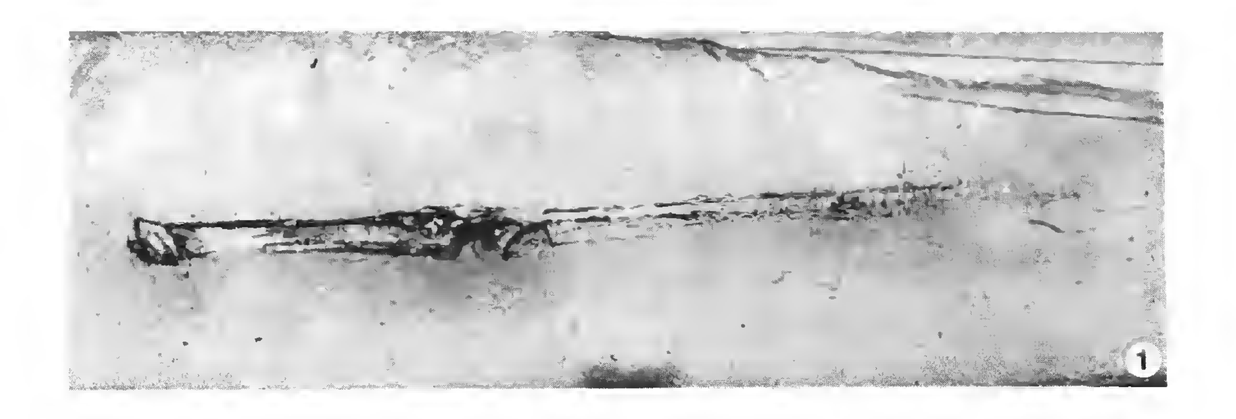
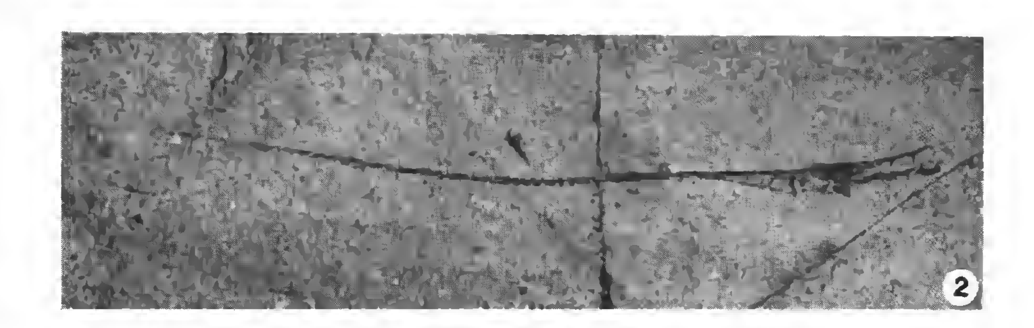


PLANCHE IV. — 1 : *Eoaulostomus bolcensis* (de Blainville) 10920 MNHN (× 4/5 env.). 2 : *Eoaulostomus gracilis* nov. sp. 10922 MNHN (× 5/3). 3 : *Synhypuralis jungerseni* nov. sp. 11095 MNHN (× 7/5).





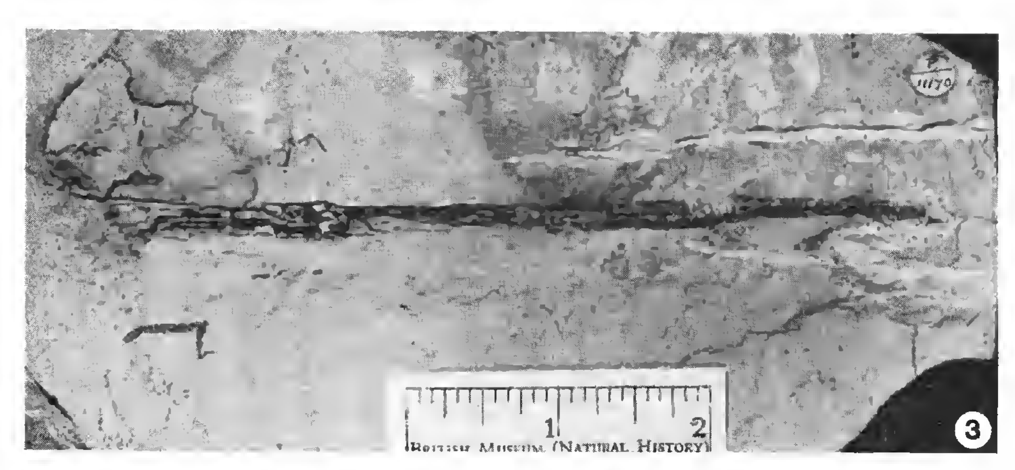


PLANCHE V. — 1 : *Synhypuralis banisteri* nov. sp. P 11170a B.M. Londres, dégagé à l'acide (× 6/5 env.). 2 : *Jungersenichthys elongatus* nov. sp. P 9836 B.M. Londres (× 6/5 env.). 3 : *Synhypuralis banisteri* nov. sp. P 11170b B.M. Londres (× 4/5).

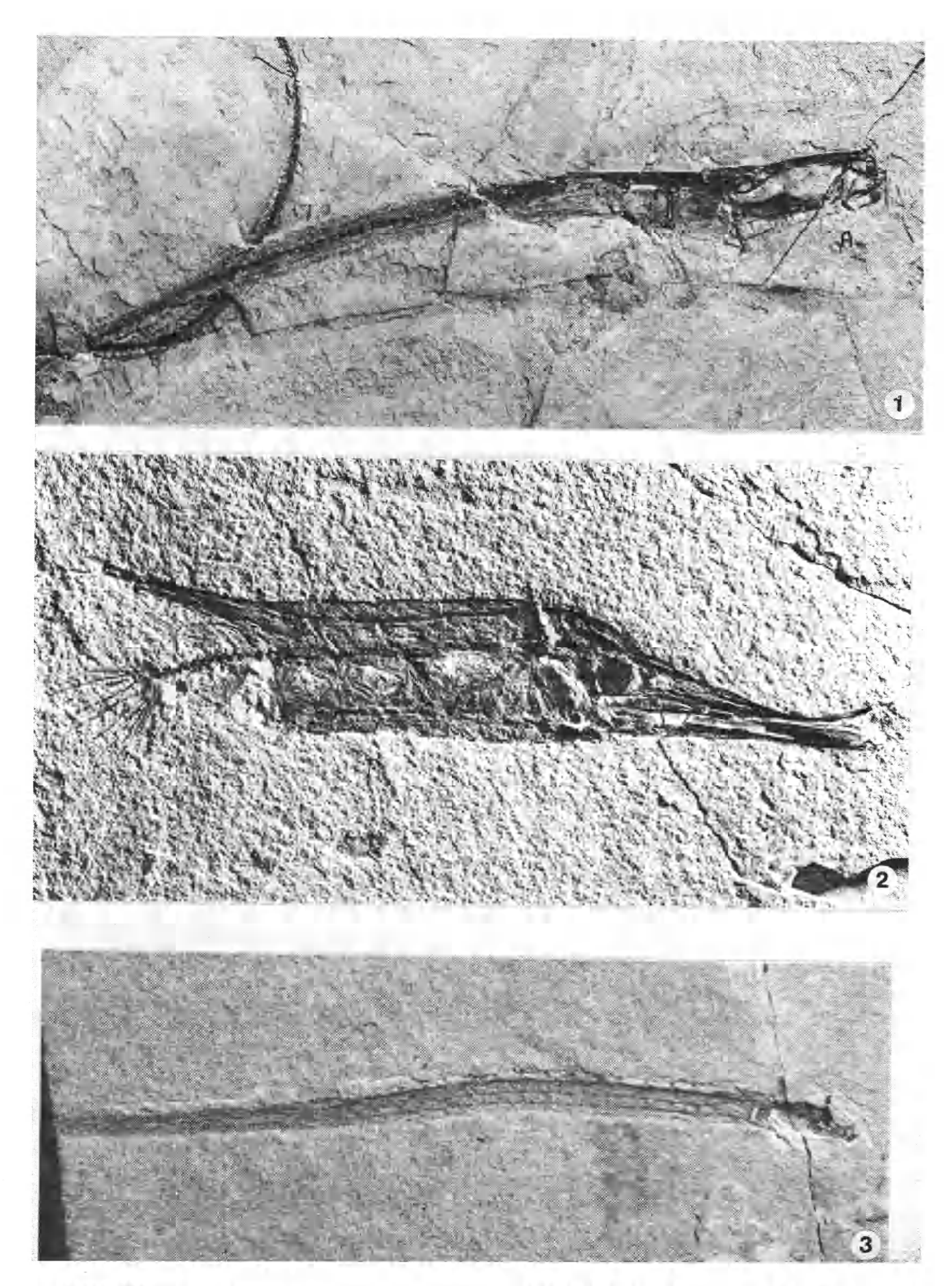


PLANCHE VI. — 1 : *Macraulostomus veronensis* nov. sp. VII A 20-20bis Vérone (× 4/5) (cf. planche III, 2). 2 : *Paraeoliscus robinetae* nov. sp. IG 23688 Vérone (× 6/5). 3 : *Prosolenostomus lessinii* nov. sp. IG 37597 Vérone (× 3/2).



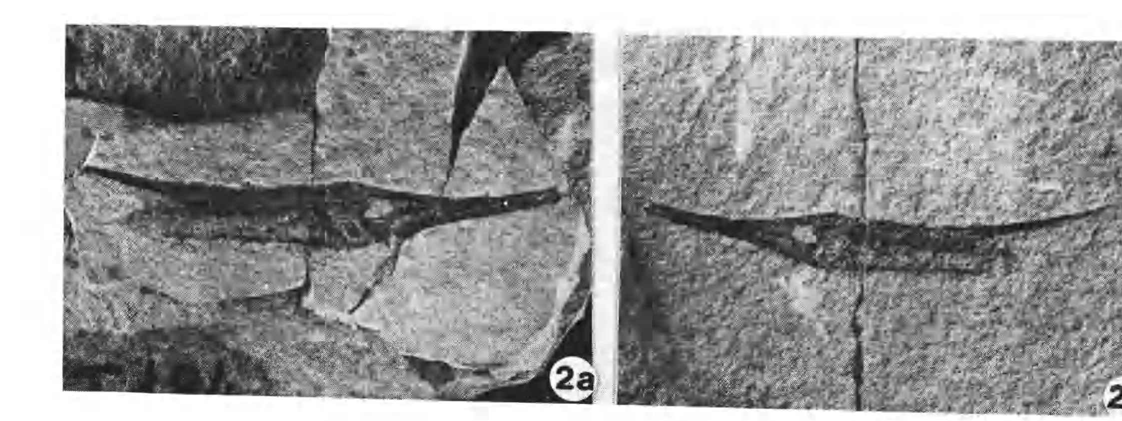




PLANCHE VII. — 1 : *Aulostomoides tyleri* nov. sp. BOL 00901 MNHN (× 9/5). 2 : *Aeoliscoides longirostris* (Agassiz) 2a : T 184 Vérone (× 9/5) ; 2b : T 185 Vérone (× 8/5). 3 : *Paramphisile weileri* nov. sp. 6883 Padoue (× 3 env.).

TYPE

FISTULARIA LONGIROSTRIS

DE BLAINV.

Monte-Bolca (Italie).

10926 Coll. Gazola.

1



PLANCHE VIII. — 1 : *Parasynarcualis longirostris* (Agassiz) 10926 MNHN (× 6/5 env.). 2 : *Fistularioides veronensis* nov. sp. 11101 MNHN (× 4/5 env.).



PLANCHE IX. — *Fistularioides phyllolepis* nov. sp. VII C 19-20 Vérone (× 3/5).

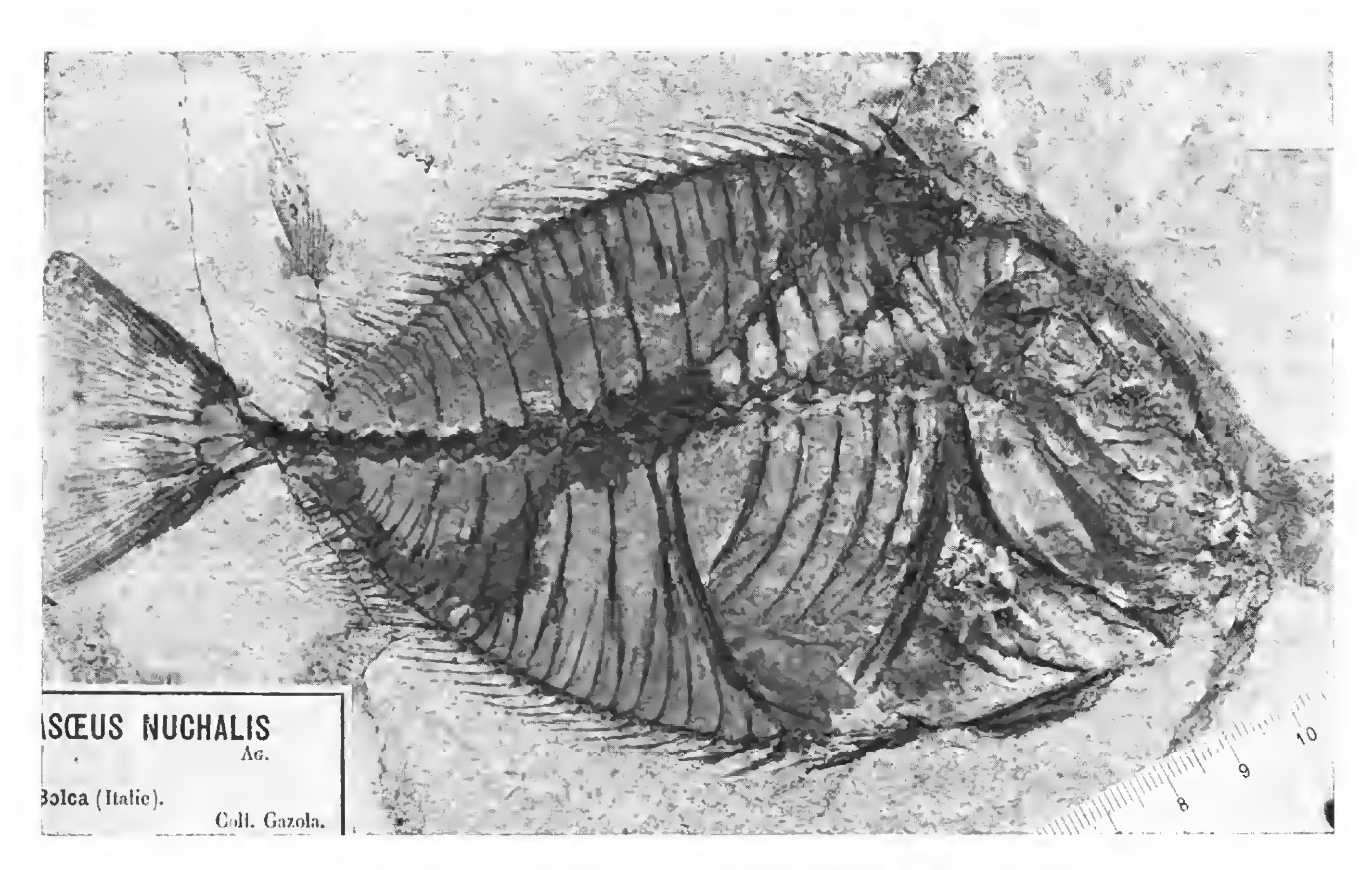


PLANCHE X. — *Tylerichthys nuchalis* (Agassiz) 10910 MNHN (× 1 env.).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, nº 4 : 397-406.

Découverte de nouveaux Rongeurs dans le gisement d'Estrepouy (Gers)

par Christian Bulot *

Résumé. — Le site classique d'Estrepouy (Gers) nous a livré récemment les dents jugales de Rongeurs non encore signalés dans le gisement : *Glirudinus modestus*, *Vasseuromys* cf. *rugosus*, *Bransatoglis* aff. *fugax*, descendants probables de formes existant déjà à l'Agénien, *Bransatoglis* aff. *concavidens*, d'affinités encore incertaines, et *Blackia miocaenica*, Sciuroptère qui était jusqu'à présent inconnu dans l'Orléanien débutant du Bassin d'Aquitaine.

Abstract. — Lately, the classical site of Estrepouy (Southwest of France) has provided us the jugal teeth of Rodents not yet reported in that deposit : *Glirudinus modestus*, *Vasseuromys* cf. *rugosus*, *Bransatoglis* aff. *fugax*, probable descendants of the kinds already existing in the Agenian, *Bransatoglis* aff. *concavidens*, its affinity of characters being still uncertain and *Blackia miocaenica*, Sciuroptère which till now remained unknown in the early Orleanian of the Garonne Basin.

Introduction

Le site classique d'Estrepouy (Gers), décrit par Roman et Viret en 1930, a été fouillé depuis par de nombreux chercheurs. Des listes fauniques ont été publiées à plusieurs reprises : par M. Richard en 1946, F. Crouzel en 1957, L. Ginsburg en 1974 et par S. Baudelot et A. Collier en 1978. La liste des Rongeurs s'allonge au fur et à mesure des publications. D'après L. Ginsburg, les Rongeurs présents à Estrepouy sont : *Heteroxerus vireti* Black, *Heteroxerus* sp., *Paleosciurus* sp., *Steneofiber* sp., *Melissiodon* cf. *dominans* Dehm, *Eucricetodon infralactorensis* Viret, *Ligerimys* aff. *lophidens* Dehm, *Peridryomys* cf. *occitanus* Baudelot et de Bonis, *Pseudodryomys* cf. *ibericus* de Bruijn, *Pseudodryomys* cf. *brailloni* Thaler et *Heteromyoxus* sp. La liste faunique établie récemment par S. Baudelot et A. Collier cite, en plus des espèces précédentes, *Pseudodryomys simplicidens* et *Paraglis* sp.

Des fouilles, suivies de lavage-tamisage, entreprises depuis quelques années, nous ont permis de retrouver la presque totalité des espèces citées par tous les auteurs précédents. Le genre *Heteromyoxus* n'est pas représenté dans nos collections. *Paraglis* sp. signalé par S. Baudelot et A. Collier n'a été ni figuré ni décrit par ces auteurs. Ils nous est difficile de savoir à quel type de dent ils font allusion et, par conséquent, si ce Rongeur est présent ou non dans nos collections. En plus des espèces déjà connues, nous avons retrouvé les

* *La Guilbarderie, Nieul-les-Saintes 17100, Saintes. Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

dents de cinq Rongeurs non encore signalés dans ce site. Il s'agit de *Glirudinus modestus* Dehm, *Vasseuromys* cf. *rugosus* Baudelot De Bonis, *Bransatoglis fugax* Hugueney, *Bransatoglis* aff. *concavidens* Hugueney et *Blackia miocaenica* Mein. Leur description est le but de cette note.

Toutes les mesures sont données en millimètres.

Gliridae

GLIRUDINUS De Bruijn, 1966

Glirudinus modestus Dehm, 1950

Matériel : 2 P_4 : (0,64 × 0,65) ; (0,67 × 0,67). 2 M_1 : (0,97 × 0,82) ; (0,92 × 0,87). 2 M_2 : (0,97 × 0,95) ; (0,92 × 0,87). 1 M^1 : (0,94 × 0,91). 1 M^2 : (0,95 × 1,08). 1 M^3 : (0,82 × 0,93).

Description

La surface occlusale des dents est légèrement concave sur les molaires supérieures et presque plane sur les molaires inférieures.

M^1 : L'antérolophe n'est pas relié au protocône. Le trigone a la forme d'un V. Le centrolophe antérieur est plus long que le centrolophe postérieur. Deux crêtes accessoires sont présentes entre le protolophe et le centrolophe antérieur, tandis qu'une autre, rudimentaire, est située entre le centrolophe postérieur et le métalophe.

M^2 : L'antérolophe est séparé du protocône par un petit sillon. Il existe une crête accessoire rudimentaire entre l'antérolophe et le protolophe, une très longue crête accessoire entre le protolophe et le centrolophe antérieur, crête qui fusionne avec la terminaison linguale du centrolophe antérieur. Le centrolophe postérieur fusionne avec le centrolophe antérieur à mi-parcours de ce dernier. Entre le centrolophe postérieur et le métalophe existent deux crêtes accessoires distribuées anarchiquement.

M^3 : Sur cette dent, l'antérolophe rejoint le protocône. Les centrolophes fusionnent dans leur partie linguale. Une grande crête accessoire, située entre le centrolophe postérieur et le métalophe, encadrée par deux autres petites crêtes, rejoint, dans sa partie linguale, le point de contact entre les deux centrolophes.

Sur toutes les molaires supérieures, il existe une petite granulation entre les deux centrolophes.

P_4 : Le métalophide et l'antérolophide se rejoignent au protoconide. Il existe deux crêtes accessoires, l'une entre l'antérolophide et le métalophide, l'autre entre le mésolophide et le postérolophide.

Sur les M_1 et M_2, le métalophide, le centrolophide et le mésolophide sont obliques par rapport au plan sagittal.

M_1 : La partie antérieure de la dent est moins large que la partie postérieure. Entre l'antérolophide et le métalophide existent deux crêtes accessoires, précédées sur l'une des M_1 par une ride d'émail. Une longue crête accessoire, rejoignant l'hypoconide, est présente entre le mésolophide et le postérolophide.

M_2 : De contour rectangulaire, la M_2 est semblable à la M_1 en ce qui concerne la disposition des crêtes de la surface occlusale.

Comparaisons

Les molaires de *Glirudinus modestus* d'Estrepouy diffèrent de celles de *G.* cf. *modestus* de Laugnac par une complexité un peu plus grande de leur schéma occlusal : aux molaires inférieures, présence constante de deux crêtes accessoires dans l'antérosynclinide ; à la M1 supérieure, existence de deux crêtes accessoires situées entre le protolophe et le centrolophe antérieur. Ce dernier phénomène avait déjà été observé par L. de Bonis (1973) et M. Aguilar (1973) sur les molaires supérieures de *G. bouziguensis* de Bouzigues, espèce plus évoluée que *G.* cf. *modestus* de Laugnac. Entre les spécimens homologues de Laugnac, Bouzigues et Estrepouy, la taille n'a guère varié. *G.* cf. *modestus*, *G. bouziguensis* et *G. modestus* représentent trois stades successifs d'une même lignée dans lesquels les dents ne changent guère de taille mais où leur surface occlusale va se compliquant. Le schéma occlusal des dents trouvées à Estrepouy est très comparable à celui des dents trouvées à Wintershof-West, gisement-type de *G. modestus*.

Nos spécimens ne diffèrent pas non plus, ni par leur taille, ni par leur morphologie de leur homologue des gisements espagnols de Villafeliche 2A (de Bruijn, 1970) et de Buñol (Daams, 1976).

VASSEUROMYS Baudelot et de Bonis, 1966

Vasseuromys cf. **rugosus** Baudelot et de Bonis, 1966

Matériel : 1 M_1 : (1,28 × 1,23).

Description

Cette dent possède une surface occlusale concave. Les tubercules ont tendance à s'allonger en formant des murailles longitudinales et les crêtes accessoires sont plus basses que les crêtes principales. Tout ceci caractérise le genre *Vasseuromys*. La partie antérieure de la dent est moins large que la partie postérieure. L'antérolophide rejoint le protoconide. Le métalophide est soudé au métaconide. Une crête élevée dont le centre est occupé par le métaconide réunit les terminaisons linguales de l'antérolophide et du centrolophide. Ce dernier atteint la bordure vestibulaire de la dent, venant buter contre le prolongement longitudinal issu du mésoconide. Le postérolophide se recourbe fortement vers l'avant en atteignant la face vestibulaire de la dent. Il existe de nombreuses crêtes accessoires. Deux rides d'émail, d'aspect contourné, existent entre l'antérolophide et le métalophide, une grande crête accessoire entre ce dernier et le centrolophide, une autre entre le mésolophide et le centrolophide. Entre le mésolophide et le postérolophide existent trois crêtes accessoires, une très longue réunie au métaconide et qui rejoint presque le bord vestibulaire de la dent, crête encadrée par deux autres plus petites.

Comparaisons

Cette dent nous fait penser par sa structure à *Vasseuromys rugosus* (Baudelot et de Bonis, 1966), provenant du gisement de Laugnac et décrit en détail par L. de Bonis en 1973. Nous pensons que le *Vasseuromys* d'Estrepouy est un descendant de celui de Laugnac. La M_1 d'Estrepouy a une taille un peu plus forte que son homologue de Laugnac, ce qui permet d'émettre l'hypothèse d'une augmentation de taille dans la lignée, mais il est difficile d'être affirmatif à partir de documents aussi fragmentaires. Cependant, il est intéressant de constater la présence du genre *Vasseuromys* au début de l'Orléanien.

BRANSATOGLIS Hugueney, 1967

Bransatoglis aff. **fugax** Hugueney, 1967

Matériel : 1 M_{1-2} : (1,23 × 1,13). 2 M^{1-2} : (1,25 × 1,33) ; (1,21 × 1,33). 2 P^4 : (0,92 × 1,05) ; (0,90 × 0,98).

Description

Toutes les dents possèdent une surface occlusale concave.

P^4 : Le paralophe rejoint le protocône et le paracône. Il n'existe qu'un centrolophe, le centrolophe antérieur qui est long et rejoint presque l'endolophe. Le postérolophe, sur la dent la plus fraîche, est séparé du protocône et du métacône. Sur l'autre dent, un peu plus usée, il rejoint seulement le métacône.

M^{1-2} : Les deux molaires supérieures montrent une surface occlusale où les tubercules originels se distinguent bien et de larges vallées à fond plat. Sur les deux dents l'antérolophe est séparé du métacône, et pour l'une d'elles, séparé du protocône par un sillon ténu que l'usure effacera. Sur l'autre molaire un endolophe continu est réalisé. Le paralophe et le métalophe sont presque perpendiculaires à l'endolophe. Sur l'une des molaires les deux centrolophes fusionnent. Sur l'autre il n'existe qu'un long centrolophe antérieur qui atteint presque l'endolophe. On trouve deux crêtes accessoires dans le trigone et, sur une dent, une crête extra-trigone dans le synclinal antérieur. La vallée postérieure n'est pas totalement fermée du côté vestibulaire.

M_{1-2} : Cette dent, cassée à sa partie distale du côté lingual, ne peut être attribuée avec certitude à une M_1 ou à une M_2. Les crêtes sont larges, épaisses et perpendiculaires au bord vestibulaire de la dent où se distinguent bien les tubercules originels. Le centrolophide est moyennement long. Il existe deux crêtes accessoires bien développées, l'une entre l'antérolophide et le métalophide, l'autre entre le mésolophide et le postérolophide.

Comparaisons

Ces dents ressemblent à celles de *Bransatoglis fugax* de Paulhiac, décrites et figurées par L. de Bonis en 1973. Si l'on admet, comme S. Baudelot en 1972 et L. de Bonis en 1973, que *B. fugax* de Coderet est l'ancêtre de *B. fugax* de Paulhiac et que l'on compare

les tailles des molaires pour les deux gisements (cf. tableau n° 27, p. 315, thèse S. BAUDELOT), on s'aperçoit que les dimensions n'ont guère varié. Les dents de *B.* cf. *fugax*, provenant de l'Agénien de Moissac et de La Chaux de Sainte-Croix, figurées par L. DE BONIS en 1973, ont des dimensions voisines et un schéma occlusal très semblable. Il en est de même si l'on compare les dents d'Estrepouy à celles des gisements déjà cités, parmi lesquels deux sont situés dans le Bassin d'Aquitaine. Toutes ces dents proviennent d'animaux appartenant à une même lignée dans laquelle la taille reste pratiquement semblable et où le fait le plus marquant de l'évolution est l'acquisition d'un endolophe continu. D'après ce qui précède, il nous apparaît que *Paraglis astaracensis*, décrit par S. BAUDELOT en 1972 et provenant de Sansan, ne descend probablement pas en ligne directe de *Bransatoglis fugax* de Coderet comme le suppose cet auteur. Car alors, il faudrait admettre que la taille des dents de *B. fugax* restée pratiquement fixe du niveau de Coderet au début de l'Orléanien, ce qui représente un temps très long, s'est modifiée entre les niveaux d'Estrepouy et de Sansan. C'est une hypothèse à laquelle nous n'adhérons pas pour les raisons suivantes. En 1973, M. AGUILAR décrivait et figurait *B. fugax* provenant des gisements de Caunelles et de Lespignan. Le *B. fugax* de Caunelles est bien plus grand que *B. fugax* de Paulhiac, ces deux gisements étant relativement peu éloignés l'un de l'autre dans le temps. En revanche, les dents de *B. fugax* de Caunelles, ainsi que celles de Lespignan, sont à rapprocher par leur taille et leur structure des dents de *Paraglis astaracensis* de Sansan. En 1976, R. DAAMS a fait connaître quelques molaires de *Bransatoglis astaracensis* provenant du gisement espagnol de Buñol, de taille et de morphologie semblables à *Paraglis astaracencis* de Sansan. Le Gliridé X nov. gen., décrit par ENGESSER en 1972 et provenant du gisement d'Anwil, plus récent que Sansan, est semblable à *Paraglis astaracensis* de Sansan tant par ses dimensions que par son aspect. Nous pensons donc que les *Bransatoglis* provenant de Caunelles, Lespignan, Buñol, Sansan et Anwil font partie d'une même lignée évolutive et que, comme nous le supposions, *P. astaracensis* ne descend pas en ligne directe de *B. fugax* de Paulhiac. Nous devons admettre cependant qu'il existe, la taille mise à part, des ressemblances frappantes entre les dents homologues des deux lignées supposées : la lignée de *B. fugax* des gisements de Paulhiac, Moissac, la Chaux de Sainte-Croix, Estrepouy et la lignée conduisant à *Paraglis astaracensis* des gisements de Caunelles, Lespignan, Buñol, Sansan, Anwil. Nous ne rejetons pas l'hypothèse que ces deux lignées soient issues d'une même population qui aurait vécu avant le niveau de Caunelles et peut-être même de Paulhiac, car les dents de Paulhiac possèdent déjà plusieurs caractères évolués que l'on retrouve sur les dents d'Estrepouy. La séparation s'est-elle effectuée au niveau de Coderet ? Il pourrait s'agir d'un cas d'évolution cladogénétique et ceci permettrait de confirmer l'hypothèse d'AGUILAR et de DAAMS selon laquelle les *Bransatoglis* qu'ils ont décrits auraient comme origine *B. fugax* de Coderet.

Bransatoglis aff. **concavidens** Hugueney, 1967

MATÉRIEL : fragment de M_{1-2}, partie postérieure, largeur au niveau de l'entoconide 1,64 mm.

DESCRIPTION

Il pourrait s'agir de la partie distale d'une M_1. La concavité du fragment de couronne est accusée. Les crêtes sont mousses et les vallées peu profondes. Le métaconide et l'ento-

conide se distinguent aisément par un relief accusé. Une longue crête accessoire occupe le synclinal postérieur et une autre crête accessoire est présente entre le mésolophide et le centrolophide. Il n'en existait probablement pas entre le centrolophide et le métalophide.

COMPARAISONS

En 1978, nous décrivions une nouvelle espèce de grande taille, *B. cadeoti*, trouvée dans le gisement de Bézian (Gers). Aux molaires inférieures, *B. cadeoti* se caractérise, par rapport à son ancêtre *B. concavidens* de Coderet, par la disparition des deux crêtes entourant le centrolophide. Le fragment de dent d'Estrepouy possède une crête supplémentaire en arrière du centrolophide et sa largeur s'accorde avec celle de la M_2 de *B. concavidens* de Coderet. La M_2 g., de *Bransatoglis* sp. de La Chaux de Sainte-Croix, figurée par L. DE BONIS en 1973, se rapproche de *B. concavidens* de Coderet par sa taille et sa morphologie. Or, le fragment de dent d'Estrepouy possède un schéma occlusal très semblable à la partie correspondante de cette dent, ce qui nous fait penser que l'animal d'Estrepouy pourrait être un intermédiaire phylétique entre *B. concavidens* de Coderet et *B. cadeoti* de Bézian. Toutefois un doute subsiste, car par ses dimensions et sa morphologie notre fragment de dent peut être rapproché de *Paraglis astaracensis* de Sansan. En l'absence de tout document supplémentaire provenant d'Estrepouy, nous plaçons provisoirement le grand *Bransatoglis* d'Estrepouy dans la descendance de *B. concavidens* de Coderet.

SCIURIDAE

BLACKIA Mein, 1970

Blackia miocenica Mein, 1970

MATÉRIEL : 2 M^{1-2} : (1,43 × 1,74) ; (1,40 × 1,64).

DESCRIPTION

De contour rectangulaire, ces dents possèdent un parastyle plus bas que le paracône. Sur l'une d'elles, il est de grande taille, moins grand toutefois que le paracône. Le protolophe, droit, rejoint le protocône à sa partie antérieure : le métalophe, incliné vers l'avant, le rejoint à sa partie postérieure. L'antérolophe et le postérolophe sont plus bas que les deux crêtes du trigone. Ils se dilatent dans leur partie linguale, le postérolophe plus que l'antérolophe. La cuvette centrale, à l'émail chagriné, est plus haute que les vallées antérieure et postérieure. La crête mésostylaire du paracône est très développée et, sur une dent, les tubercules externes sont reliés par une fine crête longitudinale. Le bord lingual du protocône est rugueux. Ces dents possèdent trois racines.

COMPARAISONS

Malgré leur grande taille, nous pensons que nos dents appartiennent à l'espèce *B. miocaenica*. En effet, les dimensions extrêmes des M^{1-2} de cette espèce varient d'un gisement

à l'autre. A La Grive, gisement-type de l'espèce, les plus grandes dimensions atteintes pour M^{1-2} sont 1,27 × 1,54 mm ; à Anwil la longueur maximum est de 1,38 mm et la largeur maximum de 1,64 mm pour un niveau un peu plus récent (ENGESSER, 1972). En revanche, dans le Pliocène d'Eichkobel, les M^2 de *B. miocaenica* n'atteignent que 1,19 × 1,50 mm (DAXNER-HÖCK, 1975). Ces nombres, variables d'un gisement à l'autre, sont seulement indicatifs car ils portent toujours sur un échantillon réduit, ce Sciuroptère étant rare dans les gisements. La structure de nos M^{1-2} étant identique à celles des M^{1-2} de *B. miocaenica*, nous les rattacherons à cette espèce, les découvertes futures d'autres dents comme la P^4 ou les molaires inférieures pouvant confirmer ou infirmer notre choix. En tout état de cause, à notre connaissance, c'est la première fois que des dents du genre *Blackia* sont signalées si bas dans un niveau du Bassin d'Aquitaine.

CONCLUSIONS

La présence, dans le site d'Estrepouy, de cinq nouveaux Rongeurs non encore signalés, permet d'allonger la liste faunique de ce gisement. *Glirudinus modestus*, *Vasseuromys* cf. *rugosus* et *Bransatoglis* aff. *fugax* sont les descendants probables d'animaux déjà présents à l'Agénien (zones N M 1 et N M 2). *Bransatoglis* aff. *concavidens* n'est malheureusement représenté ici que par un fragment de molaire inférieure mais le dessin occlusal de la partie restante nous fait penser que l'animal qui vivait à Estrepouy pouvait être un descendant de *B. concavidens* trouvé à Coderet. Dans le Bassin d'Aquitaine, le genre *Blackia* n'a pas été découvert dans des niveaux plus anciens. Ce Sciuroptère est cependant représenté à Rubielos de Mora II en Espagne, gisement un peu plus récent qu'Estrepouy mais appartenant à la même zone N M 3.

Situé à la base de l'Orléanien, le gisement d'Estrepouy contient en grande quantité les dents du Cricétidé *Eucricetodon infralactorensis*, forme caractéristique de la zone N M 3. Nos recherches nous ont permis de découvrir *Vasseuromys* cf. *rugosus* signalé par P. MEIN en 1975 comme autre forme caractéristique de cette zone. Pour terminer, il nous semble intéressant de rappeler la présence dans le gisement de *Pseudodryomys simplicidens*, signalé en 1978 par S. BAUDELOT et A. COLLIER, représenté également dans nos collections par une M^{1-2}. A notre connaissance, Estrepouy est en Aquitaine le gisement le plus ancien qui renferme ce Rongeur. Sa présence n'est pas véritablement surprenante car ce Gliridé a été trouvé dans le gisement de Lisboa 1, assez peu éloigné dans le temps du site d'Estrepouy.

Si cette note, qui permet de compléter des listes établies sur des découvertes antérieures, peut être de quelque utilité, nous n'avons pas la prétention de croire que le travail est terminé. Les descriptions des Rongeurs énumérés ici, portant sur un nombre très faible de spécimens, ne peuvent être qu'incomplètes. Nos recherches se poursuivent sur le terrain, ce qui permettra, dans l'avenir, de préciser les résultats déjà acquis.

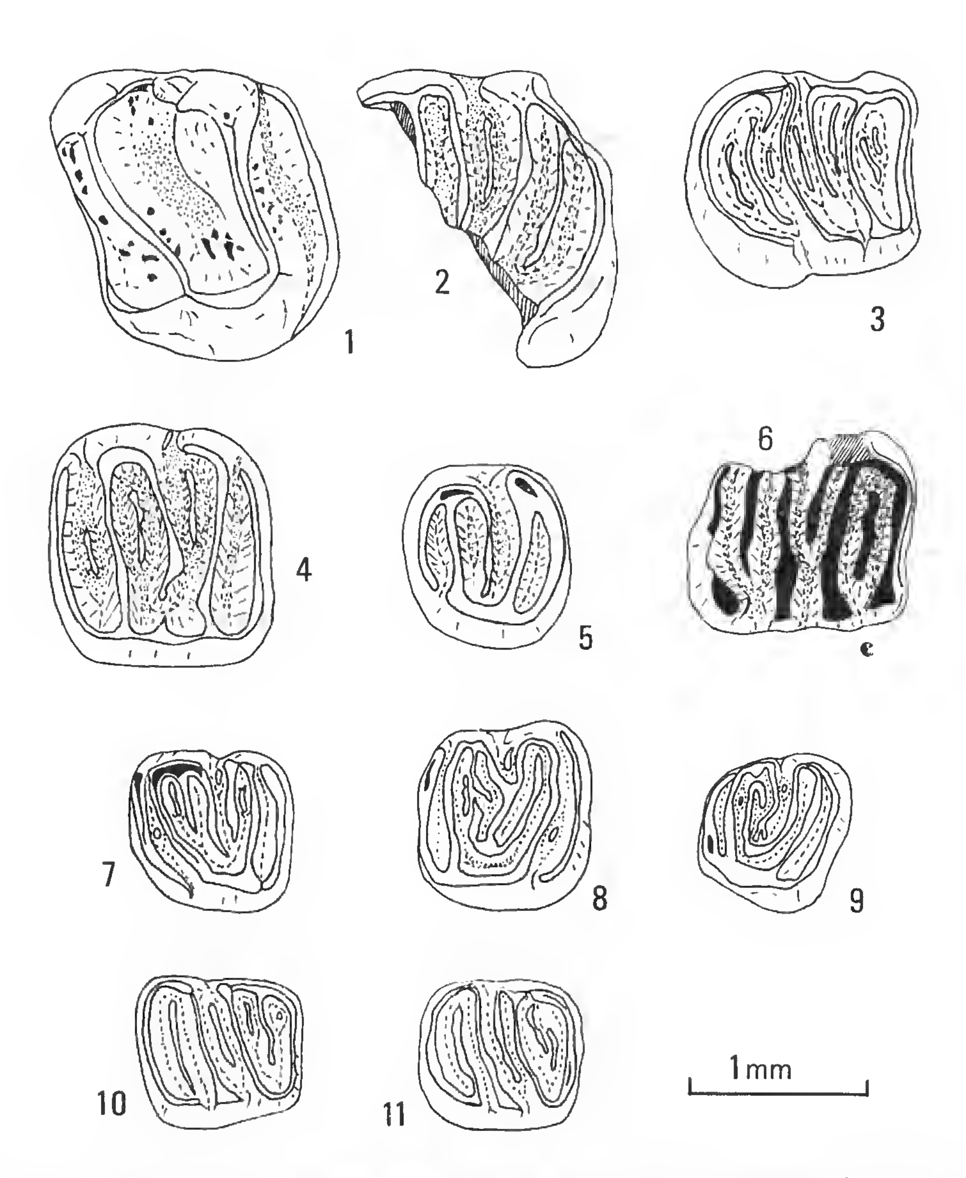
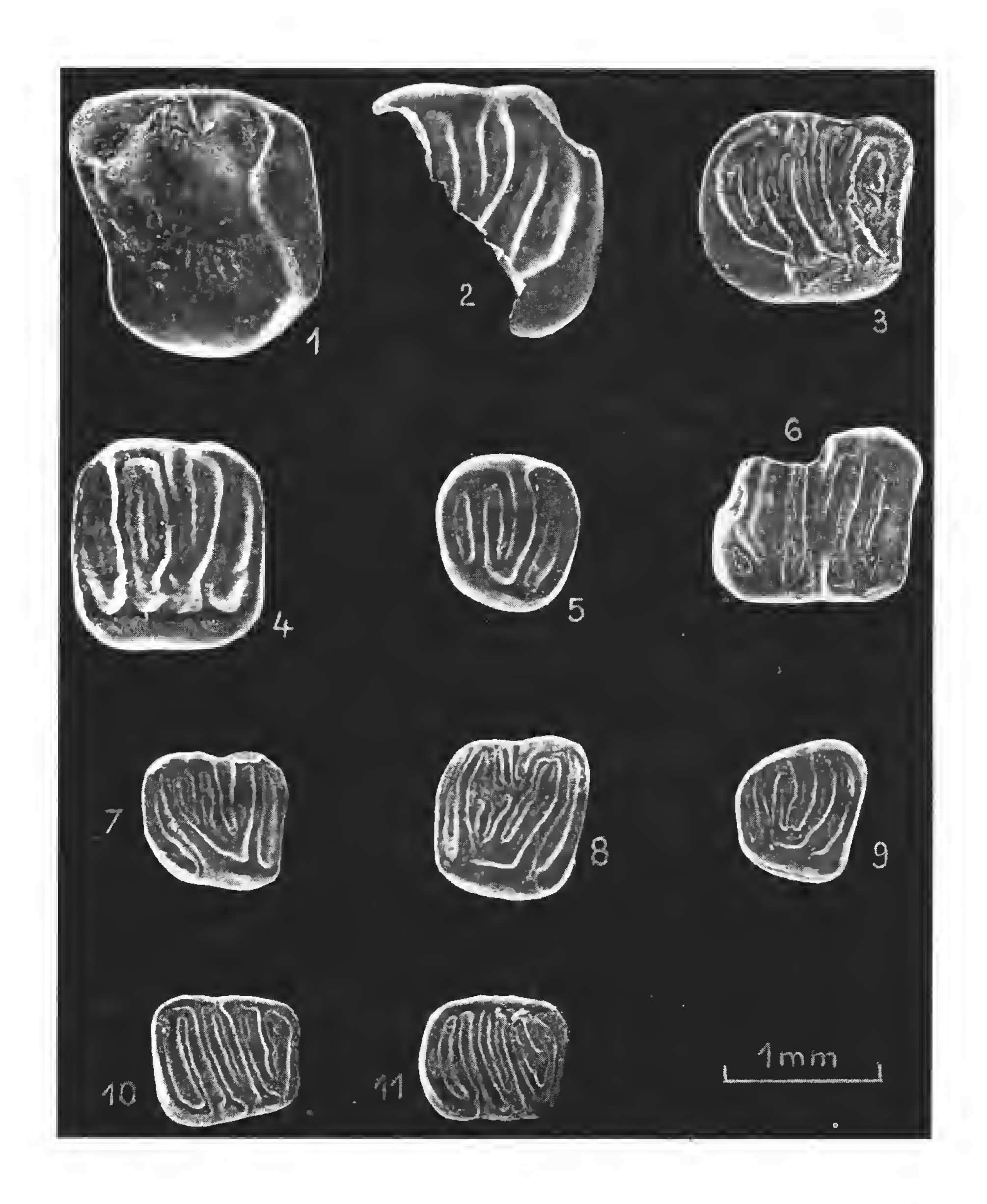


Fig. 1-11. — 1, M^{1-2} d. (Es 1123) *Blackia miocaenica* ; 2, M_{1-2} g. (Es 2101) *Bransatoglis* aff. *concavidens* ; 3, M_{1-2} d. (Es 2109) *Vasseuromys* cf. *rugosus* ; 4, M^{1-2} g. (Es 2103) *Bransatoglis* aff. *fugax* ; 5, P^4 g. (Es 2104) *Bransatoglis* aff. *fugax* ; 6, M_{1-2} d. (Es 2106) *Bransatoglis* aff. *fugax* ; 7, M^1 g. (Es 2117) *Glirudinus modestus* ; 8, M^2 d. (Es 2116) *Glirudinus modestus* ; 9, M^3 d. (Es 2118) *Glirudinus modestus* ; 10, M_1 d. (Es 2113) *Glirudinus modestus* ; 11, M_2 d. (Es 2114) *Glirudinus modestus*.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
1mm

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUILAR, J. P., 1973. — Les Rongeurs du Miocène inférieur du Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marines et continentales. Thèse 3e cycle, Université de Montpellier, 100 p., 15 pl.

BAUDELOT, S., 1972. — Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 374 p., 90 fig., 16 pl.

BAUDELOT, S., et A. COLLIER, 1978. — Les faunes miocènes du Haut-Armagnac (Gers, France). 1. Les gisements. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, **114** (1/2) : 194-206.

BONIS, L. DE, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér. C, **28** : 192 p., 50 fig., 14 pl.

BRUIJN, H. DE, 1970. — Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, Espana) y su relacion con la bioestratigrafia del area. *Boln. Inst. geol. min. Esp.*, Madrid, **78** : 187-373, 18 fig., 2 tabl., pl. I-XI.

BRUIJN, H. DE, et J. G. MOLTZER, 1974. — The Rodents from Rubielos De Mora ; The first evidence of the existence of different biotopes in the early Miocène of eastern Spain. *K. ned. Akad. Wetensch.*, Proceedings ser. B, **77** (2) : 129-145, 3 fig., 3 pl.

BULOT, C., 1978. — *Bransatoglis cadeoti* nov. sp. Un nouveau Gliridae (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian (zone de La Romieu). *Geobios*, Lyon, **11** (1) : 101-106, 6 fig.

CROUZEL, F., 1957. — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.* **54** (248) : 254 p., 62 fig., 1 pl.

DAAMS, R., 1976. — Miocene Rodents (Mammalia) from Cetina de Aragon (Prov. Zaragova) and Bunol (Prov. Valencia), Spain. *K. ned. Akad. Wetensch.*, Proceedings ser. B, **79** (3) : 152-182, 16 fig., 5 pl.

DAXNER-HÖK, G., 1975. — Sciuridae aus dem Jungtertiär von Osterreich. *Paläont. Z.*, **49** (1/2) : 56-74, 1 diag., pl. 7-9.

ENGESSER, B., 1972. — Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Basseland). Inauguraldissertation. *Tätigk. Naturf. Ges. Basel.*, 363 p., 134 fig., 38 diag., 8 tabl., 5 pl.

GINSBURG, L., 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. Ve Congr. Néog. Médit., *Mém. BRGM*, **1** : 153-167.

HUGUENEY, M., 1969. — Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, **34** : 227 p., 116 fig., 5 pl.

MEIN, P., 1970. — Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) néogènes d'Europe occidentale. *Geobios*, Lyon, **3** (3) : 7-77, 85 fig.

— 1975. — Résultats du groupe de travail des vertébrés. Rep. on activity of the R.C.M.N.S. working group., 78-81, Bratislava.

RICHARD, M., 1946. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., **24** (52) : 350 p.

Manuscrit déposé le 9 septembre 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section C, nº 4 : 407-451.

Traces de pas de Vertébrés du Var. Intérêt biostratigraphique

par Daniel HEYLER et Christian MONTENAT *

(Suivi de : « *Description d'une piste de Vertébré dans le Permien de l'Estérel (Var, France)*, par G. GAND, p. 436-440.)

Résumé. — Des traces de pattes de Vertébrés tétrapodes du Permien du Var sont décrites et interprétées. Plusieurs formes stégocéphaloïdes et lacertoïdes y sont différentes de celles de Lodève et Saint-Affrique. De plus, des types nouveaux (*Gonfaronipes* et *Gargalonipes*) sont propres au Var. Des pistes d'Invertébrés sont aussi rapidement signalées. Tout cela conduit à des conclusions paléontologiques, stratigraphiques et paléogéographiques qui permettent de caractériser cette région permienne du Var.

Abstract. — Footprints of Permian Tetrapods Vertebrates from the " Département du Var " are described and interpreted. Stegocephaloids and lacertoids are not the same as in Lodève and Saint-Affrique areas. Moreover, new types (*Gonfaronipes* and *Gargalonipes*) are restricted to the " Département du Var ". Invertebrate trace fossils are here also mentioned. This study leads to paleontological, stratigraphical and paleogeographical conclusions which allow to characterize this permian basin of the Var.

INTRODUCTION

Les séries sédimentaires de la « dépression permienne » du Var n'ont guère livré de fossiles caractéristiques en dépit des études minutieuses qui leur ont été consacrées (P. BORDET, 1951 ; M. BOUCARUT, 1971 ; etc.). On peut mentionner quelques empreintes végétales de la flore à *Walchia*, des bois silicifiés et des Ostracodes indéterminables. De rares traces de pas de Vertébrés et d'Arthropodes y avaient également été signalées. La découverte des riches associations de pistes de Tétrapodes dans le Permien de Lodève nous a incités à explorer, dans le même but, les séries varoises. Les premiers résultats obtenus permettent de compléter nos connaissances sur l'ichnofaune permienne.

Les matériaux étudiés proviennent de deux secteurs (fig. 1) : la région de Gonfaron et du Luc, qui a fourni l'ensemble de traces le plus important ; les environs de Fréjus et de Saint-Raphaël, d'où proviennent quelques récoltes anciennes restées inédites, ainsi qu'un petit lot d'empreintes récemment découvertes.

* D. HEYLER : *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
Ch. MONTENAT : *Institut Géologique Albert de Lapparent, 21, rue d'Assas, 75270 Paris Cedex 06.*

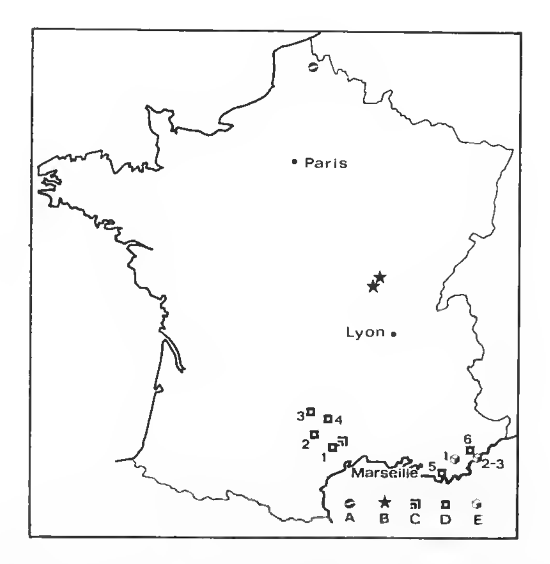


Fig. 1. — Les gisements d'empreintes de pas de Vertébrés paléozoïques de France ; A, Westphalien (Bully) ; B, Stéphanien (Blanzy, Montceau-les-Mines) ; C, Autunien (Lodève) ; D, Saxonien (1, Lodève ; 2, Saint-Affrique ; 3, Rodez ; 4, Séverac-le-Château ; 5, Toulon ; 6, nord de Fréjus) ; E, Thuringien (1, Gonfaron ; 2, Saint-Raphaël).

Tous ces documents ichnologiques peuvent être replacés dans une succession chronologique précise, appuyée sur des levés cartographiques détaillés (cartes géologiques 1/50 000 Fréjus-Cannes et Collobrières), sur une synthèse stratigraphique récente du Permien Varois (Arevian *et al.*, 1979) et sur des données géochronométriques (Roubault *et al.*, 1970).

I. Situation stratigraphique

1. Les traces de pas de Vertébrés du Permien supérieur de Gonfaron

Les traces numérotées G ou Gon (1, 2, 3...) proviennent de couches pélitiques rouge lie de vin ou vertes, à débit en plaquettes et admettant quelques intercalations plus gréseuses, qui affleurent largement entre les localités du Luc et de Gonfaron, en contrebas de la corniche triasique (F 1, fig. 2) qui a fourni des restes de Stégocéphales malheureusement indéterminables (Heyler, 1975). Le site le plus riche en empreintes a été indiqué sur la carte géologique 1/50 000, Collobrières (1969), environ 2 km au nord de Gonfaron.

Ces pélites constituent le terme le plus élevé de la série permienne (« Formation pélitique » ou « Formation de Gonfaron ») ; elles sont recouvertes en légère discordance par les grès grossiers du Trias inférieur. Les corrélations stratigraphiques établies entre les différents bassins de la « dépression permienne » (Arevian *et al.*, 1979) montrent que la « formation de Gonfaron » se situe nettement au-dessus des coulées rhyolitiques (P4) et doléritiques ($\delta 2$), datées respectivement de 248 M.A. et de 241 M.A. Elle se place donc dans

le Permien supérieur ou Thuringien, probablement vers le sommet de cet étage. Les données paléobotaniques (VISSCHER, 1968) sont en accord avec cette attribution stratigraphique.

2. Les traces de pas de Vertébrés des environs de Saint-Raphaël et de Fréjus

a. — Une plaquette de pélite verte à traces de gouttes de pluie, recueillie jadis par P. BORDET, porte à sa face inférieure plusieurs contre-empreintes d'un type original difficilement interprétable (coll. IGAL). Cet échantillon (Fre. 1) provient de la Colle de la Motte (5 km au nord de Fréjus) où affleurent des pélites intercalées entre les coulées rhyolitiques (P3) et (P4) datées respectivement de 270 M.A. et 248 M.A. (F2, fig. 2). Ce site est donc sensiblement plus ancien que celui de Gonfaron, et se place dans le Saxonien.

b. — Quelques traces (numérotées Gar 1, 2...) ont été découvertes récemment par M. F. BALLESTRA, étudiant à l'IGAL, dans des pélites rouge sombre à ripple-marks, mud-craks et marques de gouttes de pluie, affleurant sur la rive gauche du ruisseau de Gargalon, environ 4,5 km au nord-nord-est de Fréjus (F3, fig. 2). Ces pélites, intercalées entre la rhyolite P4 (248 M.A.) et la dolérite δ2 (241 M.A.) sont un peu plus récentes que celles du Colle de la Motte (carte géol. 1/50 000 Fréjus-Cannes, 1966).

c. — Une dalle de tufs volcaniques (St R 1) portant des traces de Vertébrés est conservée à la Galerie de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle. D'après P. BORDET, elle provient de la carrière de la Roseraie, aujourd'hui englobée dans la localité de Saint-Raphaël, ouverte jadis dans les couches les plus élevées de la série permienne. Ces niveaux sont certainement plus récents que la dolérite δ2 (F4, fig. 2).

En résumé, la succession stratigraphique des différents sites à empreintes de pas est la suivante : Colle de la Motte, ruisseau de Gargalon, tufs de la Roseraie et Gonfaron. La limite entre le Saxonien et le Thuringien est généralement fixée autour de 250 M.A. (voir Geological time table, Elsevier édit., 1975). Les comparaisons avec les datations radiométriques obtenues pour les laves permiennes du Var conduiraient à ranger le gisement du Colle de la Motte dans le Saxonien, les autres sites se plaçant dans le Thuringien (fig. 2).

II. PALÉOENVIRONNEMENT

Les pélites correspondent à des épandages terrigènes fins, témoignant d'une sédimentation peu active et épisodique, alimentée à partir de reliefs environnants très émoussés (AREVIAN *et al.*, 1979). Les apports éoliens, sous forme de loess, ont dû jouer un rôle important dans la constitution des pélites (BOUILLET et LUTAUD, 1958 ; BOUCARUT, 1971). Les dépôts se sont effectués sous une tranche d'eau le plus souvent insignifiante et rapidement asséchée ainsi qu'en témoigne la fréquence des sols craquelés et des traces de pas imprimées sur les surfaces encore humides puis durcies avant l'arrivée d'un nouvel épandage. En quelques endroits, des traces profondes, d'ailleurs indéchiffrables, évoquent le piétinement d'animaux dans une vase molle, autour de quelque flaque résiduelle. D'autre part, les traces de nage de Tétrapodes, indiquées par des griffures sur le sédiment, laissent deviner l'existence de mares plus ou moins temporaires et généralement de très faible profondeur.

Le couvert végétal semble avoir été clairsemé si l'on en juge par la rareté des empreintes de feuilles et des traces de racines au sein des pélites. Il est probable que la végétation

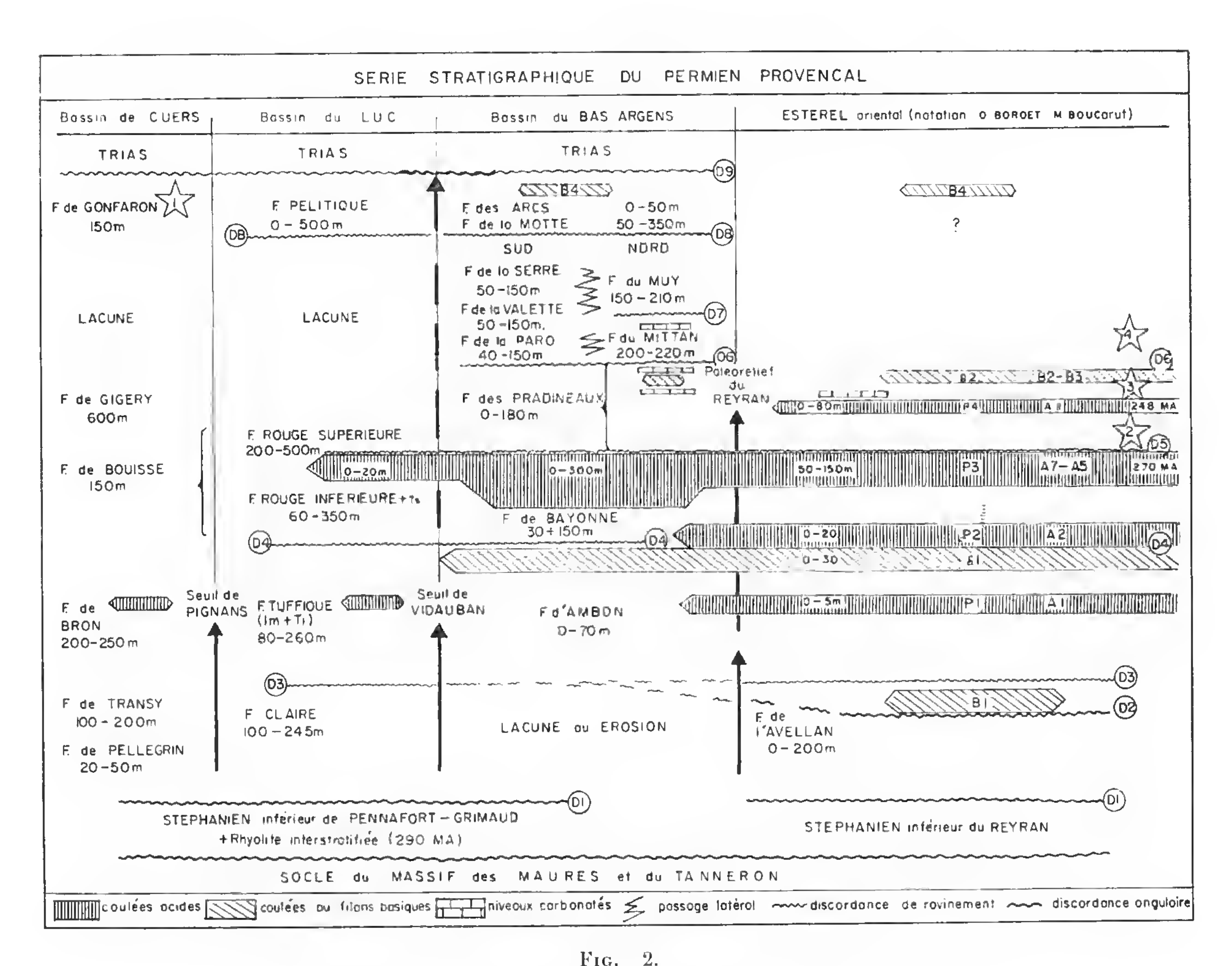


Fig. 2.
(Les étoiles indiquent la position stratigraphique des gisements F_1 à F_4).

se développait plutôt à la périphérie des cuvettes, laissant de vastes espaces peu couverts, propices au développement des actions éoliennes (déplacement de poussières ultérieurement remaniées par le ruissellement). Cet environnement semble refléter un climat relativement aride et chaud, avec des précipitations saisonnières favorisant le ruissellement et l'inondation temporaire des zones basses. Les traces de gouttes de pluie, fréquemment conservées à la surface des pélites nous indiquent de brusques averses.

L'hypothèse d'un environnement climatique aride péri-glaciaire, avancée par M. Boucarut (1971), ne paraît pas recevable. Elle ne s'accorde ni avec les données paléogéographiques ni avec les données paléobiologiques concernant la flore et surtout la faune de Vertébrés, dont l'étude des traces va nous révéler l'existence.

III. Méthodologie et nomenclature

En ce qui concerne l'Ichnologie, ses méthodes et ses buts, nous renvoyons à J. Lessertisseur (1955) et, pour la nomenclature, nous conservons la position adoptée par D. Heyler et J. Lessertisseur (1963), qui sera à nouveau développée dans un Mémoire des mêmes auteurs (à paraître prochainement). Les traces les mieux conservées, ou particulièrement intéressantes par leurs caractéristiques, sont *nommées* et le *binome linnéen est employé pour désigner la piste (ou l'empreinte) et non son auteur*. La piste laissée par un animal sur le sol constitue, en effet, un *objet* différent de celui constitué par les restes (osseux ou non) de l'*animal lui-même*. C'est donc une grave erreur que de donner un même nom à l'empreinte et à son auteur ; c'est d'ailleurs contraire aux règles de la nomenclature. En revanche, la dénomination d'une empreinte est nécessaire quand on veut pouvoir la décrire, la comparer, l'utiliser éventuellement pour des conclusions plus générales. L'attribution de l'empreinte à une espèce fossile connue est ensuite possible, mais elle reste *nécessairement aléatoire et subjective*, même si le fossile est connu dans les mêmes couches [1].

Pour la même raison, nous pensons que la classification des pistes et empreintes est nécessairement une parasystématique ; vouloir la faire coïncider avec la systématique paléozoologique conduit à une série d'hypothèses encore plus aléatoires et subjectives. C'est un travail intéressant, mais dont on doit fixer les limites. Nous conservons ici une systématique sommaire voisine de celle de Nopcsa.

Aucun Vertébré fossile n'est connu dans le Permien de Gonfaron. Seuls les restes, très fragmentaires, de Stégocéphales qui sont restés indéterminables (Heyler, 1975) ont été recueillis dans la corniche triasique (F1, fig. 2) qui recouvre le Permien ; rien ne permet de savoir si ce Stégocéphale vivait déjà dans le Permien de la région.

Enfin, la forme et même les dimensions d'une empreinte varient beaucoup en fonction de la plasticité du sédiment et de l'allure de l'animal, même pour un individu unique marchant normalement sur le sol. Ceci interdit en général une dénomination, et a fortiori

1. Dans les descriptions, les mots « empreintes » ou « traces » reviennent fréquemment. Pour éviter trop de répétitions, nous dirons souvent patte, autopode, paume, plante, talon ou doigt pour désigner ce qui est, en fait, l' « empreinte » laissée sur le « sol fossile » par ces organes. Il est évident qu'aucune confusion ne risque de résulter de l'usage de ces mots, puisqu'il s'agit d'une étude exclusivement ichnologique. On sait d'ailleurs que les gisements à « surfaces fossiles » portant des empreintes diverses ne contiennent pratiquement jamais les restes de squelettes des fossiles eux-mêmes.

une place précise dans la systématique ou l'attribution à une espèce animale, lorsqu'il s'agit d'une empreinte isolée, comme c'est généralement le cas dans le matériel de Gonfaron.

DESCRIPTIONS

I. EMPREINTES DE TÉTRAPODES

Outre la grande dalle de Saint-Raphaël et une petite plaquette de Fréjus, une quarantaine de traces de Tétrapodes de Gonfaron ont été étudiées. Il s'agit à peu près toujours de pattes isolées, parfois de couples, mais jamais de pistes permettant de reconstituer au moins la taille de leur auteur. La prédominance des empreintes « lacertoïdes » est très nette ; les empreintes stégocéphaloïdes sont rares ; d'autres sont attribuables à un même type, difficile à interpréter et à rattacher à une forme connue : nous admettons qu'il s'agit d'une forme nouvelle, pour l'instant propre à ce gisement. Enfin, il existe quelques pattes trop mal conservées pour être classées, ainsi que des griffures.

A. — Groupe stégocéphaloïde

Nous commençons par ce groupe, considéré comme le plus primitif. Ce terme indique en effet une patte à cinq doigts, sans prédominance marquée. Les doigts sont relativement subégaux, le troisième étant légèrement plus long, l'axe de la patte passant par le doigt III ou très près de lui. L'autopode possède donc une symétrie plus ou moins parfaite. C'est un type mésaxonique. Nous y incluons le type « salamandroïde » de Nopcsa qui est trop proche de son type Stégocéphaloïde pour justifier deux groupes distincts ; en fait, on sait maintenant que beaucoup de Tétrapodes possèdent quatre doigts à la main et cinq au pied, et il est bien évident que l'on doit s'efforcer de classer dans un même groupe les autopodes d'un même animal.

Le matériel de Gonfaron présente très peu d'empreintes typiquement stégocéphaloïdes. Nous rapportons à ce groupe les spécimens G 4, Gon 4, Gon 40, G 23 et G 36, les exemplaires moins typiques G 1/2/3 et Gon 25.

a. — *Spécimen G 4* (fig. 3 ; pl. I, 1)

G 4, dont le doigt médian est plus long que les doigts II et IV, ressemble beaucoup à une trace de Salamandre actuelle. Par comparaison avec cet animal, il s'agirait d'une patte postérieure droite. Chez la Salamandre actuelle et chez des Stégocéphales, le doigt I est plus court que le V et l'angle I/II est plus grand que l'angle IV/V. Ce sont les seuls éléments dissymétriques permettant d'orienter un autopode isolé de ce type. La patte, à cinq doigts, mesure 25 mm de long sur 30 mm de large. Le doigt médian (15 mm) constitue approximativement l'axe de la patte, les doigts II et IV étant à peu près symétriques par rapport à lui et un peu plus courts (12 mm). Les angles II/III et III/IV sont à peu près égaux (environ 30°). Enfin I et V sont courts (5 mm). L'angle total est de l'ordre de 140°, avec un angle

important entre I et II, 60° environ, et seulement 20°-30° entre IV et V ; les angles II/III et III/IV sont respectivement de 20° et 30°-40°.

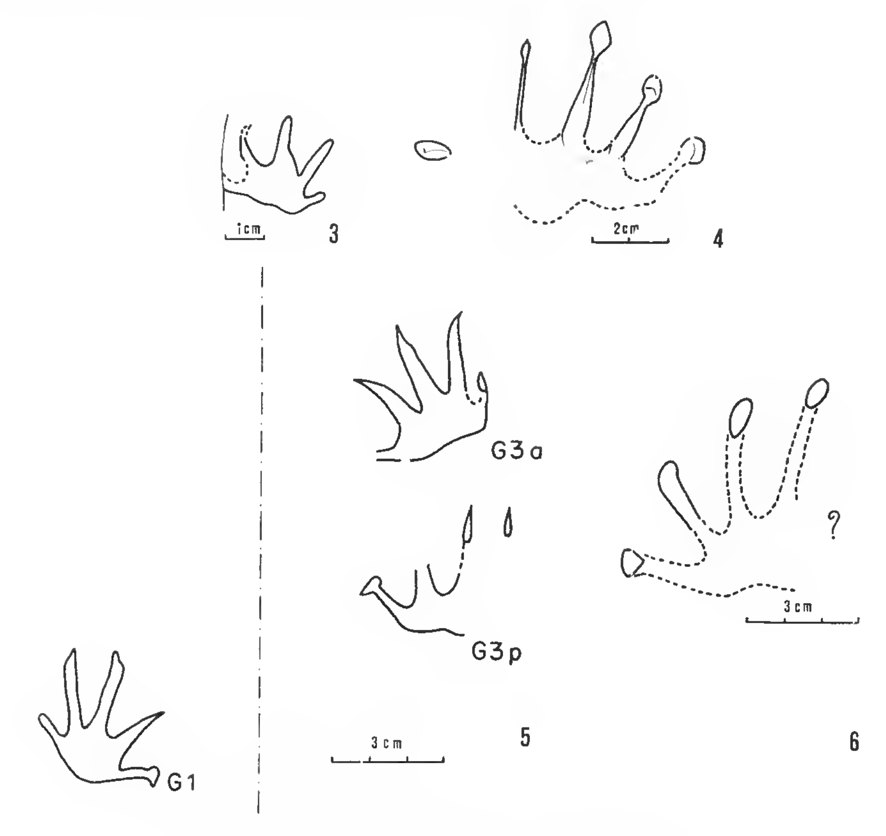


Fig. 3. — Spécimen G 4. Patte stégocéphaloïde isolée.
Fig. 4. — Spécimen Gon 4. Patte stégocéphaloïde isolée.
Fig. 5. — Spécimen G 1-G 2-G 3. Fragment de piste stégocéphaloïde.
Fig. 6. — Patte lacertoïde isolée, très incomplète (spécimen G 8).

b. — *Spécimen Gon 4* (fig. 4 ; pl. I, 7)

Gon 4 est beaucoup plus grand que G 4, nettement stégocéphaloïde, lui aussi avec cinq doigts, le médian étant le plus long ; l'axe de la patte en est très proche. Nous l'interprétons comme une patte droite. Elle mesure 55-60 mm de long et 75 mm de largeur totale (entre les extrémités de I et V). Les doigts, rectilignes et terminés par une pelote, mesurent respectivement, de I à V : 15-20, 25, 30-35, 25, 20 mm ; l'angulation totale est difficile à préciser car les doigts I et V ne sont guère marqués que par leurs extrémités ; elle est de l'ordre de 110-120° par 60-70° (?), 15°, 15° et 15-20° (?). La paume (ou plante) est assez peu marquée, mais néanmoins plus enfoncée dans le sédiment à la base des doigts III, IV et V ; ses mesures sont incertaines en raison de l'imprécision des contours : un peu plus de 20 mm de long sur 30 (?) de large. Comme l'indiquent les angulations, le doigt I est très

écarté et s'attache sans doute assez bas sur la paume (ou plante). L'appui s'est fait surtout sur les doigts médians. Ces derniers ont une forme en massue avec une partie fine terminée par une large pelote ; la base est élargie de part et d'autre d'une « crête ».

Gon 40 (fig. 4 ; pl. I, 2) semble de même type que Gon 4.

c. — *Spécimens G 23 et G 36*

Ils peuvent être rapportés au type stégocéphaloïde, quoique très différents des précédents. Ces deux empreintes sont situées sur deux petits fragments de gangue trouvés séparément et ne se raccordant pas ; mais les deux pattes sont semblables et devaient être à faible distance l'une de l'autre ; les deux plaquettes mesurent 13 mm d'épaisseur et sont de couleur grisâtre. Le sédiment était fin et mou : l'enfoncement des pattes y a été important (4 mm aux endroits les plus creux) malgré la taille assez faible de l'animal.

G 36 (pl. I, 3) est une empreinte à cinq doigts larges à la base mais très pointus, sans doute terminés (sauf le doigt I ?) par des griffes importantes (plus de 5 mm de longueur). La paume n'est malheureusement pas conservée ; mais d'après la paume de G 23, ces pattes mesuraient au moins 35 mm de longueur ; la largeur totale de G 36 est de 45 mm environ. Le doigt médian est nettement prédominant. La relative symétrie de cette patte ne permet pas de l'orienter avec certitude. Dans notre hypothèse, les doigts mesurent, de I à V : 8+, 18, 20, 15 et 10 mm. L'angulation totale est de 140° par 50°, 35°, 25° et 30° environ.

Sur G 23, trois doigts seulement sont visibles, de même aspect et de mêmes dimensions que ceux de G 36. Une zone difficilement interprétable, et considérée d'abord comme artéfact sur G 36, est visible aussi sur G 23. Il s'agit donc d'une empreinte en rapport avec l'auteur de la piste : éléments d'une autre patte ou partie du membre qui aurait touché le sol.

d. — *Spécimen G 1-G 2-G 3* (fig. 5 ; pl. I, 4)

Ce spécimen, qui présente des ressemblances avec G 4 dans l'aspect général de la patte (écartement des doigts, proportions relatives entre paume et doigts, etc.), est plus difficile à interpréter. En effet, tandis que sur G 4 le doigt médian est nettement le plus long, ici, les doigts III et IV sont subégaux et, à la première observation, ces pattes, comme aussi Gon 25 V (fig. 6), évoquent un peu un type lacertoïde chez lequel la prédominance du doigt IV serait peu marquée (Lod. 12, par exemple ; Heyler et Lessertisseur, à paraître). De plus, les doigts III et surtout IV semblent même porter des griffes ; le doigt II est courbe et le doigt V est presque collé contre le doigt IV.

Ces détails montrent à quel point la détermination de pattes isolées est aléatoire, et aussi que toute classification trop précise des empreintes de Tétrapodes est sujette à erreurs.

Néanmoins, nous rangeons ce spécimen et Gon 25 V dans le groupe stégocéphaloïde en raison des ressemblances avec diverses formes stégocéphaloïdes ainsi qu'avec les traces de Salamandres actuelles. En général, chez les formes lacertoïdes, le doigt IV prédomine plus nettement.

Une plaque porte les empreintes G 1 et G 3 (a et p) en relief. La contre-empreinte G 2 (en creux) de G 1 a aussi été recueillie.

Symétrique de G 3 a, par sa forme, G 1 est interprétée comme une patte antérieure gauche. Pour ces deux pattes, la longueur totale (doigts + paume) et la largeur totale (entre extrémités des doigts I et V) sont de 35 mm environ. Les doigts mesurent, de I à

V : 10+, 15, 21-22, 22 et 5-6 (?) mm environ. L'angulation I/IV est de 100°, par 40+, 30 et 30- environ. L'angulation I/V, difficilement mesurable, est d'au moins 150°. La paume est relativement courte et large. Sur G 1 une sorte de pelote terminale (ou de griffe ?) est visible sur le doigt I, court et très divergent.

G 1 et G3 peuvent être considérées comme placées de part et d'autre d'un axe fictif (il n'y a aucune trace de queue). Leur distance à cet axe, qui est parallèle aux doigts IV des deux empreintes, est de 25 mm environ ; l'axe des pattes fait un angle de 25° avec l'axe supposé de la piste ($\beta = 25°$).

Si l'interprétation des éléments de piste est correcte, nous avons ici une patte antérieure gauche (G 1 et G 2, empreinte et contre-empreinte) et un couple droit G 3 dont seule la patte antérieure (G 3 a) est bien conservée. La patte postérieure (G 3 p) semble plus grande ; elle est distante de 10 à 20 mm de la patte antérieure et la longueur du couple est environ de 90 mm ; cette patte postérieure, mal conservée, est difficilement interprétable. La zone interne est mieux marquée.

La demi-enjambée mesure 105 mm et permet d'apprécier à 210 mm environ l'enjambée de cet animal. La largeur totale de la piste est douteuse : 130 mm (?) ; elle est de 110 mm au niveau des pattes antérieures. La largeur d'axe à axe est d'environ 90 mm pour les pattes antérieures, 100-110 mm (?) pour les pattes postérieures.

Ces données sont indicatives. Il existe généralement des variations dans les dimensions tout au long d'une piste, et nous n'avons là que trois autopodes.

Avec doute, nous plaçons aussi dans ce groupe Gon 25 R (recto, en relief, de la plaque Gon 25) dont les deux empreintes, situées de part et d'autre d'une trace de queue, sont très incomplètes (pl. II, 11) ; les doigts ne sont pas mesurables ; cette plaque porte en outre une empreinte de Vers. Au verso, une patte Gon 25 V est trop douteuse pour être interprétée (pl. II, 10).

B. — Groupe lacertoïde

Nous conservons ce terme pour toutes les empreintes dont le quatrième doigt est le plus long, le cinquième étant beaucoup plus court, quand il existe. Deux formes voisines de celles de Lodève sont présentes ici. Et comme pour les traces de Lodève (Heyler et Lessertisseur, à paraître), un problème se pose : celui de la synonymie admise par Haubold (1971) d'*Auxipes major* et d'*Hyloidichnus* d'une part, d'*Auxipes minor* et d'*Amphisauroïdes* d'autre part. Les découvertes faites à Lodève depuis 1963 montrent qu'il existe dans cette région deux types bien distincts : l'un qui se rapproche d'*Hyloidichnus* tel que l'a décrit Gilmore (1927 et 1928) ; l'autre qui s'en éloigne par plusieurs caractères dont les plus importants sont :

— doigts plus longs et plus fins ;
— doigts II, III, IV de longueurs plus nettement croissantes que chez *Hyloidichnus* ;
— absence de « pelotes » terminales en Y ;
— *angulation beaucoup plus forte* (surtout si l'on considère l'angle I-IV) ;
— paume (ou plante) peu ou pas marquée.

Le problème de la synonymie de toutes les empreintes à doigts rectilignes et à quatrième doigt prédominant peut se poser : *Amphisauroides* et *Hyloidichnus* ne diffèrent

pas plus, entre eux, qu'*Auxipes major* d'*Hyloidichnus* : même *Varanopus* n'est pas très éloigné d'*Amphisauroides*. A première vue, on pourrait donc réunir facilement toutes ces formes en une seule. Pour l'instant, nous estimons qu'elles doivent être conservées, y compris *Auxipes* dans laquelle, ou près de laquelle, nous rangeons les formes à doigts fins et très écartés (angle I/IV de l'ordre de 90°) [1].

1. Formes indéterminées plus ou moins apparentées à Auxipes

Nous rangerons au voisinage du « genre » *Auxipes* les spécimens G 7, G 8, G 8 bis, G 9, G 26, Gon 51 et, peut-être, Gon 42 qui présentent tous une prédominance du doigt IV et un angle I/IV au moins égal à 90°.

a. — *Spécimens G 26 et G 7*

Le spécimen G 26 (pl. I, 5) est une grande plaque (de plus de 6 dm²), portant une dizaine d'empreintes en relief, incomplètes ou assez mal conservées. Un fragment, G 7 (pl. I, 5), provenant de la même surface, mais ne se raccordant pas avec G 26, porte quatre empreintes. Toutes peuvent être rapportées à un même type, à doigts rectilignes. On peut formuler l'hypothèse que G 26 A et G 26 B constituent un couple [2] (de 140 mm de long). Il est, en revanche, douteux que l'une des pattes situées à droite forme un élément de la même piste ; G 26 D serait alors la plus plausible, par sa position, et l'on aurait une largeur totale de piste de 180 mm pour une enjambée de 280 à 300 mm (mesures très approximatives). Comme sur *Auxipes*, les doigts IV des diverses pattes seraient à peu près parallèles à l'axe de la piste supposée.

La patte G 26 A, la moins mal conservée, pose néanmoins de sérieux problèmes d'interprétation ; à la première observation, elle semble présenter cinq doigts, de plus en plus longs de I à V, les deux premiers étant situés et dirigés latéralement par rapport à la paume, les trois suivants étant situés et dirigés antérieurement. Or, une telle interprétation est invraisemblable dans l'état actuel de nos connaissances.

La paume (ou plante) est large (30 mm) et courte (un peu plus de 15 mm) ; sa limite postérieure est une courbe nettement concave (ce qui est déjà assez inhabituel). Le premier doigt (?) est court et dirigé très latéralement et postérieurement (autre particularité inhabituelle) ; il mesure 10 à 15 mm ; il est terminé par une pelote. Le second (?) est très douteux : la base n'est pas conservée ; ce qui en serait l'extrémité ressemble à une sorte de grosse griffe, parallèle au doigt I et formée de trois ou quatre petites pelotes juxtaposées ; cela ne ressemble à rien de connu : les griffes sont toujours formées d'une seule pièce et elles

1. L'observation du matériel de Lodève (Heyler et Lessertisseur, à paraître) permet d'autre part d'affirmer que les deux formes *A. major* et *A. minor* sont beaucoup trop voisines, à la taille près, pour être rapportées à deux genres différents, comme l'a fait Haubold. L'auteur de ces empreintes est probablement le même animal, plus ou moins gros.

2. Par « couple » (cf. Heyler et Lessertisseur, 1963), nous entendons l'ensemble formé par une empreinte antérieure et l'empreinte postérieure située immédiatement en arrière. Si l'animal pose sa patte postérieure très près de l'empreinte précédemment laissée par sa patte antérieure, nous dirons que le couple est « serré » ; dans le cas contraire, il est « disjoint » et la notion de « couple » est moins évidente, surtout à la première observation d'une piste.

sont moins grosses ; cette trace trilobée, à elle seule, mesure près de 15 mm. Le « troisième » (qui serait alors en fait un « doigt II ») est formé d'une partie rectiligne de 17 mm, prolongée par une trace oblique ressemblant beaucoup à celle du « doigt » précédent, et dont on peut se demander aussi à quoi elle correspond ; cette pièce, ininterprétable, ne se retrouve sur aucune des 23 autres extrémités de doigts visibles sur la plaque G 26. Ce doigt (supposé II) fait avec le doigt supposé I un angle de plus de 100°, ce qui est anormal. Le « quatrième » (doigt III ?) et le « cinquième » (doigt IV ?) sont rectilignes et mesurent respectivement 25 et 30 mm environ. Les doigts II, III et IV ont une angulation de 40° environ par 20° et 20°. Il n'y a pas de doigt visible plus à gauche. On peut évidemment supposer qu'un cinquième doigt, plus court, n'a pas marqué, car on ne connaît aucune patte à cinq doigts de plus en plus longs du premier au cinquième. Mais toutes ces interprétations imposent beaucoup d'hypothèses.

La patte antérieure du couple supposé correspond assez bien à ce type ; ses dimensions sont à peu près les mêmes. Mais la paume est à peine visible et très mal délimitée.

G 26 et G 7 n'appartiennent certainement pas au genre *Auxipes* : les angulations sont différentes et la taille est beaucoup plus grande.

b. — *Spécimens G 8, G 8 bis et G 9*

Les spécimens G 8, G 8 bis (?) et G 9 forment un groupe relativement homogène. Sur G 8 et G 8 bis (fig. 6 ; pl. I, 6), seules sont visibles des extrémités de doigts ; elles sont disposées suivant un arc de circonférence, comme sur G 26. Avec ces spécimens et G 9, nous sommes en présence de pattes lacertoïdes de grande taille ; sur G 8 et G 9, les doigts mesureraient respectivement 15 ?, 25 ?, 30 et 40 mm environ de I à IV. Le doigt V n'est pas visible.

c. — *Spécimens Gon 42 et Gon 51*

Quelques autres pattes, isolées et mal conservées, Gon 42, Gon 51, etc., montrent aussi une angulation égale ou supérieure à 90°, mais ne s'apparentent que d'assez loin à *Auxipes*.

2. **Hyloidichnus** ou aff.

Nous attribuons à ce type les spécimens G 5, G 14 A, G 16, G 17 A. Comme les précédentes, ces pattes possèdent cinq doigts, de plus en plus longs de I à IV, le cinquième, quand il est visible, étant beaucoup plus court que le quatrième. Mais ici, l'angulation des doigts est nettement plus faible : au maximum 45° entre I et IV ; les doigts II, III et IV sont souvent presque parallèles. Les formes de Gonfaron rapportées à ce type ne présentent pas de pelotes à l'extrémité des doigts, par ailleurs rectilignes.

a. — *Spécimens G 5* (fig. 7 ; pl. II, 1)

Cette patte isolée est la plus facile à rapprocher du « genre » *Hyloidichnus* et même, plus précisément, d'*H. whitei*. Elle présente quatre doigts assez fins et rectilignes, de plus en plus longs de I à IV. La conservation est curieuse : certaines parties de la patte sont en relief (notamment le doigt IV), alors que l'empreinte est certainement en creux. C'est là un phénomène bien connu des Ichnologistes : l'effet de succion produit par un objet trempé

dans une vase assez molle et retiré ensuite ; au moment où l'objet sort, il entraîne la vase qui forme alors une crête ; si la consistance est adéquate, cette crête ne « retombe » pas complètement. On obtient un effet analogue avec du plâtre en cours de prise, avec de la pâte de pâtissier, etc.

La longueur totale de l'empreinte est d'environ 40 mm, la largeur à l'extrémité des doigts 50 mm ; la paume (ou plante ?) mesure 30 mm de large pour un peu plus de 15 mm de longueur. Il n'est pas sûr que ce soit l'empreinte exacte de la paume, car des stries de frottement indiquent un déplacement lors du poser de la patte.

L'angle I/IV est de 60°, ce qui distingue ce type des formes précédentes où cet angle n'est jamais inférieur à 90°. Mais il est inférieur encore chez les autres formes de ce groupe. Un doigt V était peut-être présent, mais une cassure du schiste à son emplacement possible ne permet pas de l'observer. Les doigts mesurent respectivement 12, 18, 22 et 25 mm environ.

En arrière du doigt I et partant de ce doigt, une traînée courbe provient d'un frottement sur le sol de la zone interne de l'autopode, sans doute au cours d'un mouvement de natation dans une faible épaisseur d'eau. En effet, cette traînée ne correspond pas, surtout pour une patte droite, au mouvement observé en filmant des Salamandres ou des Tritons actuels au cours de leur marche (Gasc et Heyler, travaux en cours).

b. — *Spécimen G 14 A* (fig. 8 ; pl. II, 2)

Ce spécimen est plus nettement différent encore d'*Auxipes* que l'empreinte G 5 précédente. L'empreinte présente quatre doigts plus larges, encore *moins divergents*, et l'extrémité d'un cinquième (seule marquée) indiquant un doigt très divergent. Ici, l'angle I/IV n'est que de 40°/45° ; l'angle I/V, non mesurable, est sans doute un peu supérieur à 90°. Les longueurs sont respectivement 15, 25, 30 et 30+ mm de I à IV ; la largeur est supérieure à 5 mm, et l'extrémité, plus large encore, porte soit une pelote, soit une griffe. La paume (ou plante ?) est extrêmement courte (de l'ordre de 10 mm pour une patte de plus de 40 mm) et large (près de 40 mm).

c. — *Spécimen G 16* (fig. 9 ; pl. II, 3)

G 16 ne permet pas la mesure de l'angle I/IV (car le doigt I manque), mais les doigts II, III et IV sont presque parallèles. Du doigt V, seule l'extrémité est bien conservée, ce qui ne permet pas de mesurer l'angle IV/V. Les longueurs des doigts II à V sont environ 30, 30+, 35 et 10 mm. Ces données numériques éloignent considérablement cette forme du « genre » *Auxipes*. On n'est pas loin des mesures trouvées chez *Hyloidichnus bifurcatus* dont G 16 ne se distingue guère que par l'absence des pelotes en « v ».

d. — *Spécimen G 17 A* (pl. II, 4)

G 17 A est proche de G 16 par les mesures et présente le doigt I, lui aussi presque parallèle aux II, III et IV (ces trois derniers sont légèrement courbés vers l'extérieur). Le doigt V est situé comme sur G 16. Les dimensions sont légèrement supérieures. Notons que la surface qui porte cette empreinte montre des gouttes de pluie (petites et moyennes).

3. Aff. **Dromopus**

Un troisième groupe d'empreintes lacertoïdes d'un type tout à fait différent est représenté par les spécimens G 10, G 11 (?), G 25 A, G 30 (?) et G 31. Aucune de ces traces n'est assez nette pour permettre une étude conduisant à une diagnose. Elles sont groupées ici sans pour autant suggérer l'hypothèse qu'il s'agit de la même forme. Les points communs concernent la taille, les trois doigts (médians ?) longs, fins, légèrement courbes et seuls marqués, ou mieux marqués que les doigts latéraux. Il s'agit donc d'un type de patte fort différent des précédents et qui s'apparenterait plutôt, quoique d'assez loin, à *Dromopus* par exemple.

a. — *Spécimen G 10* (pl. II, 5)

Il est constitué d'un couple de 35 mm de long formé de deux petites pattes à doigts fins et légèrement courbes. La patte antérieure ne présente que trois doigts de 4, 8 et 10 mm de longueur, la patte postérieure 3 doigts de 9, 12 et 9/10 mm (?) (la trace du troisième doigt est à peine visible).

b. — *Spécimen G 11* (pl. II, 6)

G 11 est une petite plaque à curieuses stries, dont certaines évoquent des empreintes à doigts fins et souvent courbes et d'autres des traces d'activités physiques (cailloux traînés par des vaguelettes).

c. — *Spécimen G 25* (fig. 10 ; pl. II, 7)

La plaque G 25 porte trois empreintes de pattes, une trace de queue et celles de petites gouttes de pluie ; il s'agit de la surface fossile puisque toutes ces empreintes sont en creux. Par contre, un tube de Vers (V) — ou plus exactement son remplissage par de la gangue — est conservé sous la forme d'un tube cylindrique plaqué sur la surface et s'enfonçant à ses deux extrémités dans le sol fossile ; en délitant le dessous de la plaquette, l'une des extrémités est apparue. La trace de queue (2 à 3 mm de large), presque rectiligne, ne peut être corrélée avec certitude à aucune des pattes visibles. Deux pattes, situées de part et d'autre du tube de Vers, mais du même côté de la trace de queue, ne semblent guère pouvoir constituer un couple. Celle de gauche (A, fig. 10), la plus grande, montre quatre doigts très fins, courbes et pointus qui, en lumière très rasante, se rejoignent presque à leurs bases, peu nettes ; un cinquième doigt, très court et divergent, n'a imprimé que son extrémité ; les longueurs approximatives sont 8, 10, 20, 25 et 5 à 8 mm. Une paume (ou plante) étroite est décelable à la base des doigts I à IV.

Cette patte est la plus proche du genre *Dromopus* de Marsh (1894), et par exemple de *Dromopus* (*Saurichnites*) *lacertoides* ; la taille est à peu près la même (ici 35 mm de longueur totale dont 25 pour le doigt IV et 10 pour la paume). Elle est caractérisée par une différence de longueur des doigts beaucoup plus forte que chez les deux groupes précédents (*Auxipes* et *Hyloidichnus*) ; d'autre part, ces doigts sont très fins et pointus, mais moins courbes que chez *Dromopus* ; et surtout, l'angulation est beaucoup plus faible : 45° pour l'angle I/IV (par trois angles de 15° environ) au lieu de 90° chez *D. lacertoides*.

La patte B présente des caractères trop différents, quoique lacertoïdes, pour appartenir au même couple ; les deux doigts les plus longs ont une extrémité en Y. Une autre patte, plus grande, ne montre que deux (ou trois) doigts évoquant un type différent et plus grand.

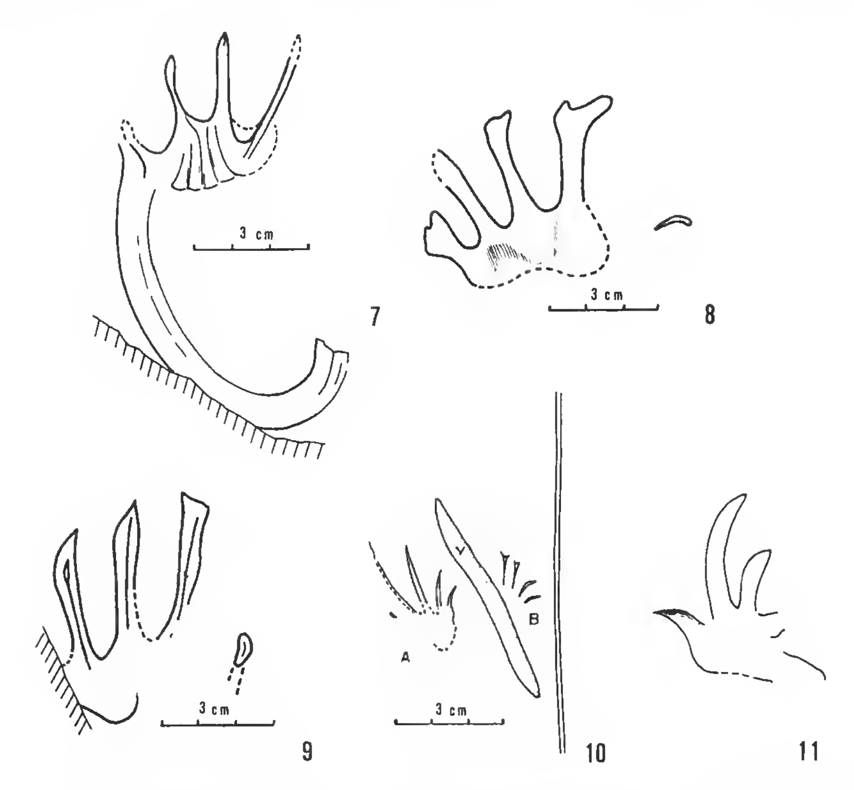


Fig. 7. — Aff. *Hyloidichnus*. Spécimen G 5 montrant un frottement de la patte sur le sol, sans doute au cours d'un mouvement de natation.
Fig. 8. — Spécimen G 14, aff. *Hyloidichnus*.
Fig. 9. — Spécimen G 16. Aff. *Hyloidichnus*.
Fig. 10. — Sur le spécimen G 25, seule l'empreinte A présente quelques affinités avec *Dromopus*.
Fig. 11. — Spécimen G 31. Aff. *Dromopus*.

d. — *Le spécimen G 31* (fig. 11 ; pl. II, 8) est une empreinte en creux de grande taille (75 mm de long) malheureusement mal conservée et, par conséquent, d'interprétation douteuse ; mais deux doigts bien marqués, longs et courbes, et un doigt court, très divergent, évoquent une forme proche de *Dromopus* ; le plus long mesure 35 mm de long et 5 de large.

C. — Groupe à affinités incertaines

Ces empreintes se distinguent nettement de celles étudiées précédemment et ne se rattachent ni à un type lacertoïde, ni à un type stégocéphaloïde. Elles sont surtout caracté-

risées par la présence presque constante d'un « talon », c'est-à-dire d'une zone qui prolonge la plante postérieurement et de façon dissymétrique.

1. **Gonfaronipes talus** n. g., n. sp.

Matériel : Spécimen-type G 6 (a et b, empreinte et contre-empreinte), G 12 et formes affines G 14-15-18.

Description du type (G 6) (fig. 12 ; pl. III, 2)

G 6 a, empreinte en creux, et sa contre-empreinte G 6 b sont interprétées comme un couple droit. Des moulages en plâtre ont été réalisés. Le moulage en plâtre de la contre-empreinte naturelle (6 b) est beaucoup plus profond et plus net que l'empreinte originale (6 a) qu'il devrait pourtant reproduire exactement ; il semble y avoir eu un empâtement par un léger « remplissage » d'un dépôt postérieur. Ainsi les détails sont beaucoup mieux visibles sur les moulages qui ont donc permis une description plus précise.

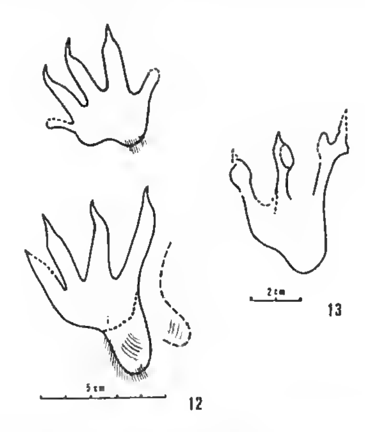


Fig. 12. — *Gonfaronipes talus*. Type (spécimen G 6).
Fig. 13. — *Gonfaronipes* sp. Patte postérieure isolée.

La main : Elle mesure 55 mm de long, dont la moitié pour la paume (« talon » compris). La largeur totale entre extrémités des doigts I et V est de 50 mm. La zone postéro-externe de la paume porte des stries qui évoquent un glissement au moment du poser ou du lever de la patte ; ceci a pu accentuer l'aspect allongé de ce « talon » et la dissymétrie de la paume. Elle présente cinq doigts ; l'interne et l'externe sont très courts et apparaissent, surtout sur A 3, comme deux petites protubérances latérales ; les trois médians sont presque égaux, longs, larges (6 à 10 mm) et griffus. De l'interne à l'externe ils mesurent : 10-12, 20-25, 30, 25-30, 5-10 mm : l'angulation totale est de 110°, environ, par 30°, 15°, 25° et 50°. Sur la contre-empreinte, les griffes des trois doigts médians sont nettes et mesurent jusqu'à 10 mm de longueur. La paume est bien marquée, avec prédominance externe de l'appui, et mesure 15 à 20 mm de long (25-30 à l'endroit du petit « talon » à la base du qua-

trième doigt) sur 30 de large. Sous la plaquette (de 8 mm d'épaisseur), une sous-trace de la main est visible qui ne présente qu'une convexité de forme arrondie, correspondant à la paume.

Le pied : Sa longueur totale est de 75 à 80 mm environ, la largeur entre les extrémités des doigts est de 55 mm. Il est donc nettement plus grand et ne présente que quatre doigts (le premier peu marqué n'est visible que sur la contre-empreinte) ayant respectivement, de l'interne à l'externe, 20, 25, 30, 35-40 mm. Les longueurs sont assez imprécises car les interdigits sont peu nets, entre des doigts très larges (jusqu'à 10 et même 12 mm). Pour les doigts III et IV, l'axe est marqué par une zone rectiligne étroite plus profondément enfoncée dans le sédiment et se terminant par une griffe ; leur largeur est de 8 à 10 millimètres. L'angulation totale est faible : 50 à 60°, par 10°, 30° et 15°. La plante est relativement large dans sa partie antérieure (30-35 mm à la base des doigts), et se prolonge postérieurement par une zone externe, plus étroite, formant une sorte de « talon », nettement plus marqué qu'à la main. La partie large de la paume mesure 15 à 20 mm de long et le « talon » plus de 20 mm : la largeur de ce dernier est de 15 à 20 mm. A droite de l'empreinte, on distingue une partie en creux moins profonde, mais de même forme que la partie externe de la patte proprement dite et parallèle à son bord. Ceci évoque un déplacement de la patte au moment du poser, et nous n'en avons pas tenu compte pour les mesures. Comme pour la main, il y a, sous G 6 a, une sous-trace (pl. III, 3) : elle est ici plus complète : les extrémités des doigts II, III et IV ont marqué, ainsi que la plante. Un peu en arrière un tube de Vers traverse l'épaisseur de la plaquette qui, en cet endroit, a 9 mm d'épaisseur.

Le couple : La distance entre l'extrême pointe du doigt IV du pied et la partie postérieure de la main est de 15 mm. La longueur du couple est de 140 mm. Il ne semble y avoir aucun doute sur le fait qu'il s'agit d'un couple : les doigts ont la même forme, le même aspect, avec les grosses griffes terminales ; la position, la forme et la dimension des deux empreintes suggèrent cette interprétation. En revanche, la prédominance du doigt IV au pied, alors qu'à la main les doigts II, III et IV sont subégaux (avec légère prédominance du III), constitue une curieuse anomalie : de même, la présence de cinq doigts à la main et de quatre seulement au pied. Mais il faut le répéter une fois encore : en matière d'Ichnologie, seule une piste peut permettre de cerner une forme d'autopode avec une bonne approximation, dans la mesure où l'observation s'appuie sur une série d'empreintes et non plus sur une seule. Nous retenons l'hypothèse d'un couple droit comme étant la plus plausible.

Spécimen G 12 (fig. 13 ; pl. III, 4 et 5)

Malgré un aspect assez différent à première vue, G 12 est une empreinte postérieure de même type que la patte postérieure de G 6 : les dimensions sont voisines, trois doigts seulement ont marqué, un « talon » latéral est présent ; de plus, une sous-trace (pl. III, 5) montre une identité parfaite avec celle de la patte postérieure de G 6 (cf. pl. III, 3). Il est possible que les deux empreintes proviennent du même animal.

2. **Gonfaronipes** sp.

La plaque G 14-15-18 (recueillie en trois morceaux sur le gisement) porte une douzaine d'empreintes en creux (pattes isolées ou couples) pour une surface d'environ 8 dm² (fig. 14 ;

pl. III, 1). Sauf l'empreinte 14 A étudiée précédemment, toutes présentent certains caractères communs et peuvent être rapportées vraisemblablement au même animal. La variété d'aspect provient des différences de plasticité du sédiment (plus mou dans la zone G 15) et d'allure de l'animal, ainsi que des accidents survenus aux empreintes après leur formation. Trois empreintes (ou couples), G 14 B, 14 C, 14 D, semblent pouvoir être considérées comme les éléments d'une piste : tailles et directions des pattes, disposition par rapport à un axe éventuel, rendent cette hypothèse plausible. Les empreintes sont numérotées : G 14 B, G 14 C, G 14 D, G 15 A, G 15 B, G 18 A, G 18 B. D'autres spécimens se rapprochent aussi de ces formes : G 19-G 22, G 34 (?).

Sur le spécimen 14 B, on distingue cinq extrémités de doigts situés à quelque distance en avant d'une paume (ou plante ?) bien marquée. Cette dernière comprend deux zones : une antérieure plus large (28 mm) que longue (12 à 14 mm) et une postérieure plus longue (20 mm) que large (15 mm) ; la zone postérieure forme une sorte de « talon », relativement étroit, que l'on observe sur toutes les pattes de ce type. Cette empreinte est très difficile à interpréter ; nous formulons l'hypothèse suivante en fonction des renseignements fournis par les autres empreintes de la même plaque ; il s'agit d'un couple ; la paume aurait été recouverte par la partie antérieure du pied, les doigts de ceux-ci n'ayant pratiquement pas marqué ; le « talon » serait donc la plante allongée et plus étroite dans sa partie postérieure ; on aurait une empreinte de l'ensemble du couple formée comme chez *Opisthopus ellenbergeri* Heyler et Lessertisseur, 1963, du Permien de Lodève et que, seules, les soustraces avaient permis d'élucider.

Selon que l'on fait varier l'éclairage, certains caractères confirment ou infirment cette hypothèse. Mais, au moins certaines des autres empreintes sont bien des « couples », formés de la superposition d'une patte avant (à quatre ou cinq doigts et paume courte) et d'une patte arrière (dont les doigts n'auraient généralement pas marqué).

Description du fragment de piste G 14 D, G 14 C, G 14 B : Dans l'hypothèse faite ici, il s'agirait de trois couples : deux gauches (G 14 D en arrière et G 14 B en avant), et un droit (G 14 C). Les deux couples gauches sont, en effet, assez semblables : *La patte antérieure* a cinq doigts dont, seules, les extrémités disposées en arc de cercle ont marqué ; la largeur totale entre les doigts I et V est de 40 mm : la paume est peu marquée et semble relativement courte (20-25 mm de longueur (?) doigts compris). *La patte postérieure* a les doigts très peu marqués sur 14 B, mieux sur 14 D (où une inversion de relief, par succion sans doute, ne permet pas de mesurer ni même de dénombrer les doigts) ; la plante est relativement large à l'avant (25 mm) et étroite à l'arrière (15 mm, puis s'étrécissant en une forme arrondie en « talon ») ; la longueur totale est de 30 mm environ, dont moins de 10 pour les doigts (au nombre de quatre ou cinq ?). *Le couple* est très serré pour 14 B (50 mm de long), la patte postérieure chevauchant nettement l'antérieure, beaucoup moins pour 14 D (65 mm de long avec un espace de 5 à 10 mm entre les deux pattes). L'enjambée est de 110 à 120 mm. Et si 14 C est bien un couple droit de la même piste, la largeur totale de celle-ci est de 110 mm. La largeur d'axe à axe antérieurs est de 80 mm environ ; elle n'est pas mesurable entre les axes des pattes postérieures.

Autres empreintes (fig. 14) : Aucune des pattes étrangères à cette piste n'apporte de renseignements complémentaires. Toutefois G 15 A (pl. III, 1c) confirme l'hypothèse du couple ; comme sur G 14 D, les deux pattes sont bien séparées et les contours sont plus nets.

G 15 A présente une zone postérieure très nettement délimitée évoquant une patte arrière indépendante, mais sans doigts marqués ; il semble peu douteux que l'empreinte soit un couple de pattes. G 18, au contraire, dont les doigts sont mieux imprimés, évoque, comme G 14 C, une patte unique ; cette empreinte a des dimensions presque identiques à celles de G 14 B (seulement un peu plus petites).

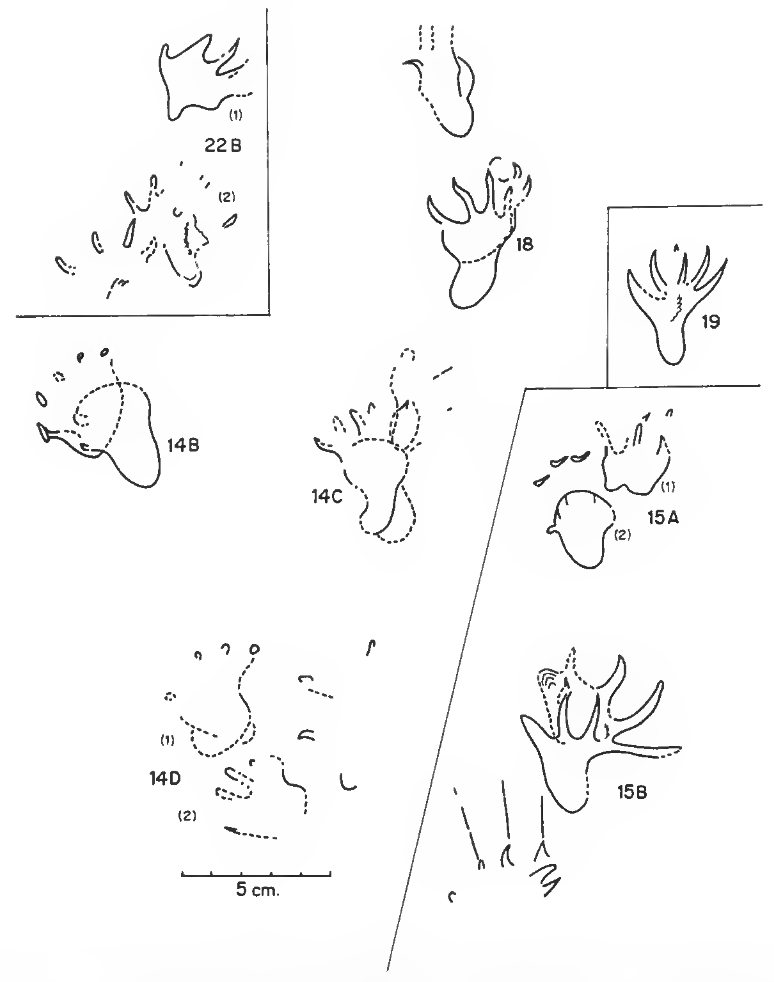


Fig. 14. — *Gonfaronipes* sp. Plaque G 14-15-18 portant une série d'empreintes de même type bien que d'aspects différents. Les spécimens G 19-22, sur une autre plaque, sont plus douteux.

L'hypothèse d'un couple très serré (patte arrière chevauchant nettement la patte antérieure) est la plus plausible. Ce chevauchement rend toute interprétation très aléatoire. Le talon allongé, qu'on peut supposer appartenir à la patte postérieure, indique néanmoins qu'il ne s'agit sans doute pas d'un Amphibien. Comme chez *O. ellenbergeri*, on retrouve ici une prédominance de la patte antérieure, ce qui est pourtant un caractère stégocé-

phalien. *Gonfaronipes* est différent de toutes les empreintes actuellement connues, ce qui justifie la création du genre.

Cet allongement postérieur en « talon » se trouve chez diverses formes : *Schmidtopus* (= *Megapezia*), *Distopus* (Heyler et Lessertisseur, 1963), *Barypodus* (Gilmore, 1927), *Laoporus* ?, « Chirotheriidae » (Abel, 1935), etc. Mais, chez ces genres, les doigts sont très larges et un cinquième, très postérieur, en forme de « pouce » humain est présent, de sorte que l'aspect général de l'empreinte est fort différent de celle observée ici ; en revanche la limite postérieure de la zone à quatre doigts de *Chirotherium* (*Isochirotherium* pour Haubold) *marshalli* (Peabody, 1948) évoque nettement celle retrouvée sur G 18. Il faut rappeler que seules une analyse minutieuse des empreintes d'*O. ellenbergeri* et, surtout, la présence de sous-traces avaient permis de découvrir l'existence de deux pattes se recouvrant partiellement et formant un couple très serré. D'autres formes de Lodève présentent la même particularité. Il est alors souvent difficile de comprendre s'il s'agit d'un couple ou d'une patte unique à « talon » allongé.

Interprétation

Le couple isolé G 6 ne permet aucune mesure de piste. En supposant que la main soit un peu plus près que le pied de l'axe fictif de cette piste, on peut imaginer la direction approximative de cet axe. Ceci indiquerait une main assez fortement dirigée vers l'axe (angle de 45° environ), tandis que le pied l'est un peu moins (30° environ).

La marche était nettement plantigrade. On peut penser que paume et plante ont été un peu agrandies en apparence par un phénomène de glissement ou de déplacement au moment du poser des pattes (phénomène attesté par les rides parallèles signalées plus haut et figurées sur les croquis).

Chez *Schmidtopus* (= ? *Megapezia*) *praesidentis* (Schmidt, 1956 : 199-204), c'est la patte antérieure qui présente un « talon » très net et quatre doigts courts et non griffus. Chez *Parabaropus coloradoensis* (Gilmore 1927), les cinq doigts sont très courts et non griffus (au pied).

D'autres formes décrites dans la littérature présentent un « talon » plus ou moins typique : *Gampsodactylus kabarcense* (Pabst, 1908 : 73, fig. 21), *Baropus brutus* = ? *Limnopus*, ce dernier « genre » contenant aussi l'espèce *L. coloradoensis* (ou *Laoporus coloradoensis*, selon les auteurs). Nous ne redonnons pas ici la bibliographie et les synonymies pour ces formes anciennes ; on se reportera à Kuhn (1963) et Haubold (1971).

Il existe aussi sur des empreintes triasiques, et notamment chez *Chirotherium* et diverses formes affines, une sorte de paume avec un prolongement latéropostérieur (qui simule une main humaine) ; mais cela ne ressemble en rien à *Gonfaronipes*.

En dessinant les deux pattes du couple G 6 de telle sorte que la paume et la partie antérieure de la plante se recouvrent exactement, on obtient un schéma qui n'est pas très éloigné des empreintes G 18 et G 14 C étudiées précédemment.

En attendant les précisions ultérieures que pourraient nous apporter de futures découvertes sur le gisement, nous conclurons que G 6 confirme notre interprétation des empreintes de la plaque G 14-18 : composites, elles résultent du chevauchement de l'empreinte de la patte antérieure par la patte postérieure posée lors de l'enjambée suivante. Mais l'auteur des traces G 14-15-18 était plus petit.

Haubold (1971) range *Megapezia* dans les traces « Temnospondyles » et même, plus précisément, dans les Edopsidés. Déjà en 1963, Dalquest attribuait à *Eryops* les empreintes nommées *Baropezia* par Matthew (1903) : on peut se demander pourquoi. Nous ne pensons pas qu'il soit possible d'attribuer avec une telle précision une piste à un genre précis. L'autopode est très gros avec une énorme paume allongée qui ne ressemble pas à *Gonfaronipes*. Le « talon » observé ici et chez diverses empreintes décrites dans la littérature n'est explicable par aucune formation osseuse connue jusqu'ici chez des Stégocéphales et, en particulier, chez les Rachitomes. En revanche, *Casea rutena*, du Permien de Rodez, présente une main dont les proportions, le nombre de doigts (et leurs longueurs), les griffes, etc., sont assez semblables aux mêmes éléments de la patte antérieure du couple G 6. On pourrait sans doute trouver nombre de pattes de Reptiles (Sauropsidés ou Théropsidés) qui conviendraient comme auteur de cette empreinte.

Quoiqu'il en soit, il est certain qu'un animal au moins, différent des auteurs des empreintes lacertoïdes et stégocéphaloïdes de Gonfaron, de Lodève et de Saint-Affrique, vivait à Gonfaron. Mais on ne peut pas le cerner d'après les empreintes recueillies jusqu'ici.

3. **Gargalonipes ballestrai** n. g., n. sp.

Matériel : Fragment de piste (Gar 1 empreinte et contre-empreinte), le seul absolument incontestable dans l'ensemble du matériel qui constitue notre étude. Il provient de Gargalon (Var) et a été recueilli par M. F. Ballestra.

Description

Quatre empreintes sont bien conservées, ainsi qu'une trace de queue indiquant un brutal changement de direction de l'animal (fig. 15 ; pl. III, 6, 7, 8). Nous avons numéroté les empreintes dans l'ordre où les pattes de l'animal ont été posées : à droite de la trace de queue, une patte A 1, supposée antérieure, puis un couple complet P 3 et A3 ; à gauche, le couple n° 2 n'est pas conservé, et du couple n° 4, seule est visible la patte postérieure P 4 (symétrique de P 3, tant par la forme et les dimensions que par la position par rapport à l'axe, ici bien matérialisé par la trace de queue). L'interprétation de ces deux pattes s'impose immédiatement : elles sont postérieures et parfaitement symétriques, droite (P 3) et gauche (P 4) ; en effet, P 4 et P 3 ont en commun :

— cinq doigts de plus en plus longs de I à IV (approximativement 8, 10, 15 et 20 mm), et l'extrémité d'un cinquième très divergent, de 15 mm (?), se retrouvant au même emplacement sur les deux empreintes ;
— le doigt IV peu marqué et le doigt V n'ayant laissé que la trace de son extrémité : donc prédominance interne de la pression sur le sédiment ;
— l'extrémité des doigts fourchue ;
— la paume courte mais assez bien marquée, avec pelotes basales des doigts ;
— l'angulation très faible : $\alpha = 30$ à 40° ;
— le doigt IV parallèle à l'axe de la piste.

Plus délicate est l'interprétation des empreintes antérieures A 1 et A 3. En ce qui concerne A 1, elle est trop différente des deux précédentes pour être une patte postérieure, et nous allons voir qu'elle ressemble à A 3 malgré les différences apparentes. D'autre part,

si A 1 était une patte postérieure, une patte antérieure devrait se trouver devant elle. Or, à l'inverse, en arrière et juste à la cassure du schiste, on distingue deux extrémités de doigts de P 1 situées, par rapport à A 1, comme les extrémités des doigts III et IV de P 3 par rapport à A 3.

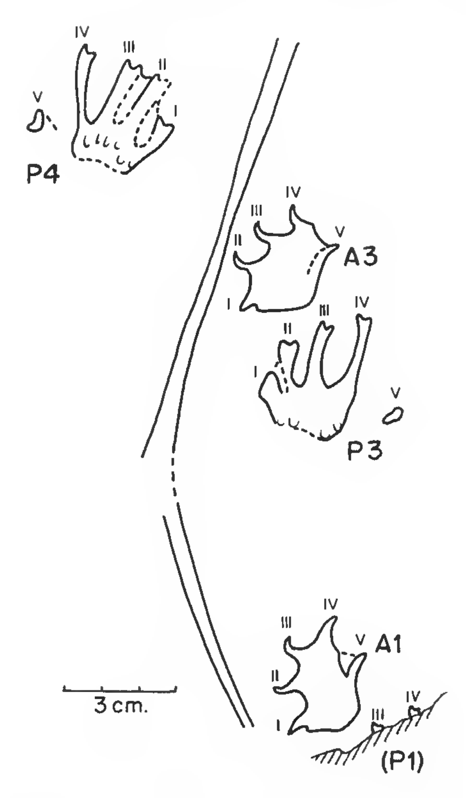


Fig. 15. — *Gargalonipes ballestrai* n. g., n. sp. Spécimen-type, Gar 1.

L'empreinte A 3 a une forme curieuse et fort éloignée de tous les types connus : une énorme paume en polygone à côtés concaves d'où émergent trois griffes courbes et deux protubérances latérales arrondies. Une interprétation anatomique est difficile : trois doigts courts et griffus (avec sans doute une palmure) constituent l'élément sûr. De part et d'autre, disposées latéralement et distantes de 30 mm (largeur maximum de l'empreinte), les protubérances arrondies peuvent être des doigts dont les griffes n'ont pas marqué, ou des doigts sans griffes, ou des « pelotes » latérales ; aucune de ces trois interprétations n'est vraiment satisfaisante au premier abord. La limite postérieure de la paume est formée de deux courbes concaves se rejoignant en arrière en direction opposée à celle de la griffe médiane, ce qui donne une longueur totale de 25 mm à l'empreinte. L'axe de la patte est fortement dirigé vers l'axe de la piste : angle $\beta = -55^o$; la griffe interne touche presque la trace de queue.

Au premier abord A 1 est très différent de A 3, en raison de la présence d'un doigt IV long et fin, d'un doigt V beaucoup plus court, courbe et divergent et d'un doigt III appa-

remment court et très large ; une observation rapide conduit donc à éloigner A 1 de A 3. Mais avec différents éclairages et à l'aide de mesures, on est amené à l'interprétation correcte. Il existe une palmure qui a mieux marqué en A 3 qu'en A 1, masquant davantage les doigts IV et V. Un artéfact (palmure incomplète) déforme le doigt III de A 1 et un autre déforme l'espace entre les doigts IV et V sur A 3. Une fois ceci compris, les homologies des cinq doigts sont incontestables et confirmées par le contour général, par les dimensions des divers éléments et, enfin, par l'orientation des griffes et de la patte par rapport à l'axe de la piste.

Cette patte est de type batracomorphe : à la fois par la forme courte et large et par les doigts courts dirigés fortement vers l'axe. Ces caractères s'opposent totalement à ceux de la patte postérieure, au point qu'on serait tenté de penser que les empreintes antérieures (A 1 et A 3) n'appartiennent pas au même animal que les deux pattes postérieures (P 3 et P 4).

Mesures de la piste Gar 1 : Du côté droit de la piste, l'enjambée est de 110 mm, avec une précision remarquable pour les points homologues des couples 1 et 3 (à 5 mm près). A gauche, le couple 2 manque ; l'enjambée devait être un peu supérieure en raison du virage à droite de l'animal ; ce couple devait se trouver dans la zone absente par suite d'une cassure (soit au moins à 135-140 mm du couple 4). Ceci permet d'évaluer à 120-130 mm l'enjambée normale en ligne droite.

Interprétation

Les genres *Gargalonipes* (Gar 1) et *Gonfaronipes* (G 6, étudié précédemment), quoique très différents à première vue, ont des points communs qui permettent une comparaison intéressante.

Sur G 6, en effet, la patte antérieure a des caractères assez différents de la postérieure et qui s'accordent assez bien avec ceux des empreintes A 1 et A 3 de Gar. 1. La patte antérieure de G 6 présente aussi cinq doigts : trois médians larges et griffus, et deux latéraux très courts et non griffus (terminés en pelotes arrondies). Sur Gar 1, la patte postérieure montre une tendance à un « talon » externe, même si celui-ci est beaucoup moins marqué que sur G 6. En revanche, il n'y a pas trace d'un doigt V sur l'empreinte postérieure de G 6 ; mais cela ne signifie pas l'absence d'un cinquième doigt ; celui-ci a pu ne pas marquer sur cette empreinte unique.

D'autre part, les positions relatives et les proportions des deux pattes du couple sont à peu près les mêmes dans les deux cas. Seule la taille est très différente.

Ajoutons que G 14 A est si semblable à la patte postérieure de Gar 1 que son rattachement au même groupe ne fait aucun doute : il s'agit de deux « figures semblables » au sens mathématique de cette expression : ramenées aux mêmes dimensions, les deux pattes sont pratiquement superposables. Comme sur P 3 et P 4 du spécimen Gar 1, un cinquième doigt a marqué par sa seule extrémité, exactement au même endroit.

Ainsi, avec Gar 1, G 6, G 12, G 14 A, on est en présence d'un groupe homogène par la forme des pattes, mais celles-ci sont de dimensions très différentes.

Certaines différences d'aspect trompent lors des premières observations, car elles ne correspondent pas à des différences anatomiques des autopodes. Ceci mérite qu'on y réflé-

chisse, car la « systématique » des traces est tributaire de telles impressions subjectives, surmontées seulement par une analyse scientifique très précise. Les différences de tailles (pour une même espèce animale) jouent un rôle important.

Il est évident aussi que la compacité du sédiment change totalement l'aspect — et parfois le nombre de doigts, la forme de la patte et ses dimensions — sur diverses empreintes laissées par un même animal.

Faute d'avoir observé nous-mêmes des pistes originales d'*Hyloidichnus* nous ne pouvons conclure sur l'éventuel rattachement à ce genre des formes étudiées ici sous des noms nouveaux. Dans l'état actuel des connaissances sur ces genres nouveaux et sur *Hyloidichnus*, et dans l'optique actuelle de la « systématique » ichnologique, la forme de la patte antérieure de Gar 1 exclut un tel rattachement.

D. — Piste très incertaine

Nous décrivons à part un petit spécimen (Fre 1) : quatre traces pouvant être interprétées comme les éléments d'une piste. Elles sont en relief sur une petite plaquette de 15 cm de long sur 7 de large, provenant de la région de Fréjus et montrant au verso de très belles traces de gouttes de pluie.

Outre ces quatre empreintes (ou groupes d'empreintes), la plaquette porte au recto des traces de gouttes de pluie (en relief elles aussi), peut-être quatre extrémités de doigts en arc de cercle, et une série de petites stries situées à peu près selon une ligne légèrement courbe d'une dizaine de centimètres de long. Il y a environ 18 stries, distantes de 5 mm environ les unes des autres ; vers l'arrière, il y a parfois deux stries groupées en v au lieu d'une seule. Ceci évoque assez bien une piste (ou hémipiste) d'*Asaphoidichnus* Miller, 1880, en beaucoup plus petit, ou de *Permichnium* Gurthörl, 1934, en moins régulier, ou peut-être *Diplichnites* (la taille est plus conforme, mais la disposition l'est moins).

Piste principale (fig. 16 ; pl. IV, 6) : Deux traces, à gauche (donc droites pour l'animal) et deux à droite (gauches pour l'animal) donnent un intervalle d'un peu plus de 6 cm (« enjambée ») d'un côté comme de l'autre. L'alternance est régulière. La largeur totale de la piste est de 5 cm. Les empreintes sont ininterprétables. A gauche elles sont dédoublées, surtout la postérieure. A droite, l'empreinte antérieure est un peu différente et suggère un peu mieux une patte de Vertébré à 3 doigts : toutefois, les « doigts » sont larges, polyfurqués à leurs extrémités. La postérieure droite est la seule qui puisse s'interpréter comme une patte à trois doigts, encore que leurs extrémités ne ressemblent ni à des griffes, ni à des pelotes : il n'y a pas non plus une « paume » très nette. Nulle part n'apparaît un couple avec les deux pattes distinctes et typiques. Aussi nous contenterons-nous de figurer cet intéressant spécimen en le laissant en position incertaine : la disposition des empreintes ressemble à celle d'un Vertébré Tétrapode. Mais les empreintes elles-mêmes ne confirment pas une telle interprétation.

Sur la même plaquette, 4 petits tubercules en relief, disposés en arc de cercle et bien visibles sur la photographie (pl. IV, 6) ressemblent à certaines empreintes de pattes de Vertébrés dont les seules extrémités des doigts ont marqué ; l'absence de toute autre zone indiquant doigts, paume ou pelotes doit néanmoins conduire à la prudence.

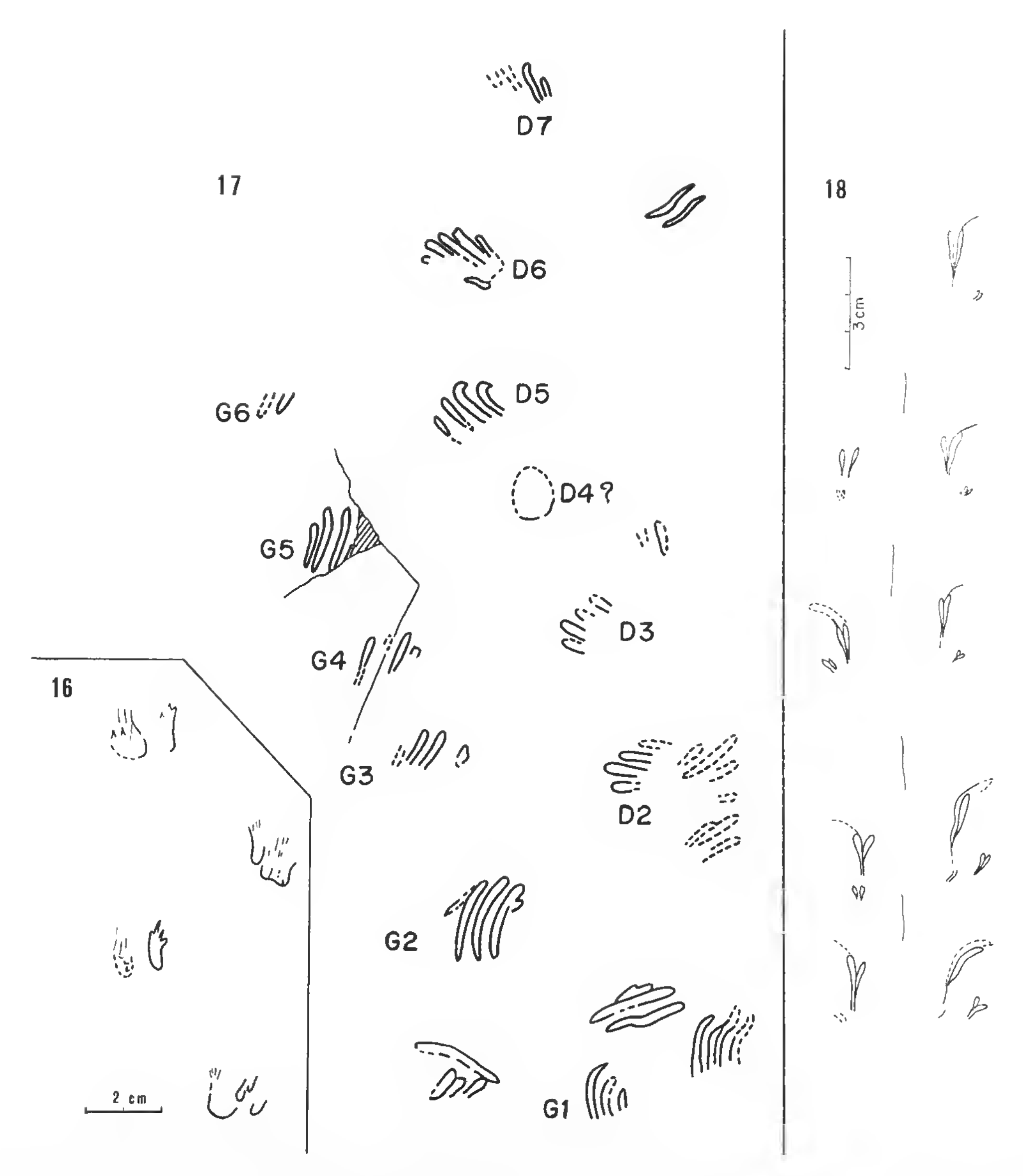


Fig. 16. — Piste énigmatique dont seule la disposition des empreintes évoque celle d'un Vertébré tétrapode. Spécimen Fre 1, des environs de Fréjus.

Fig. 17. — Spécimen St R 1. « Piste » constituée d'une série de griffures laissées par un animal nageant dans une faible épaisseur d'eau. (× 0,15).

Fig. 18. — Spécimen Gon 1. Piste limuloïde du Permien de Gonfaron.

Pattes isolées d'affinités incertaines : Outre cette piste, diverses pattes isolées, souvent bien conservées, sont d'interprétation trop douteuse pour être rattachées à des formes connues. Ainsi en est-il de G 34 (pl. IV, 2), de G 22 A (pl. IV, 7), etc.

E. — Griffures et traces de natation

Nous nommons ainsi toute trace constituée de 2, 3 ou 4 stries parallèles plus ou moins longues, formées par les extrémités de doigts ayant « griffé » le sol au cours d'un mouvement de nage dans une faible épaisseur d'eau.

Grande dalle St R 1

Il s'agit d'une dalle d'un peu plus de 1,20 m (fig. 17 ; pl. IV, 4), provenant de la Carrière de la Roseraie (Saint-Raphaël, Var ; collection MNHN). Elle porte une série d'empreintes alignées sur deux droites parallèles, ce qui suggère une piste. Quelques autres empreintes (à l'extérieur de cette piste hypothétique) lui sont sans doute étrangères, mais ont le même aspect et les mêmes dimensions.

Aucune trace ne se présente comme celles de pattes ayant posé sur le sédiment. Beaucoup sont constituées de griffures larges (10 mm), courbes et parallèles. Il est donc évident qu'il ne s'agit pas d'une piste laissée par un animal ayant marché, mais de celle d'un animal ayant nagé dans une faible épaisseur d'eau, les pattes ayant irrégulièrement touché le fond. Il est impossible de distinguer les pattes antérieures et postérieures. On peut supposer une hémipiste gauche de cinq ou six et une hémipiste droite de six ou sept empreintes.

D 6 est la plus complète. Peut-être l'animal arrivait-il sur le bord ou sur un haut fond ; la patte semble ici avoir légèrement posé. Elle mesure 85 mm de long, un peu moins de 60 mm de large au niveau des doigts, qui sont au nombre de cinq, serrés les uns contre les autres et assez rectilignes. Leurs bases ne sont pas nettes et les longueurs ne sont pas mesurables. Mais les extrémités sont disposées de telle sorte que les doigts semblent de plus en plus longs de l'externe (V) au second, l'interne (le doigt I) étant de même longueur que le troisième. Des pelotes basales sont présentes à l'arrière de la paume ; celle du doigt I, de forme allongée, est très nette. Toutes les empreintes sont fortement orientées vers l'axe de la « piste », avec un angle α de — 25 à — 50°, et assez symétriquement d'un côté par rapport à l'autre.

Malgré une vague régularité dans les distances entre les empreintes, il est préférable de s'abstenir de toute évaluation d'une enjambée. Le fait que l'animal nageait autant qu'il marchait explique cette imprécision. Par contre, la largeur totale de la piste, 25 à 30 cm, est plus significative, ainsi que la largeur d'axe à axe (20 cm environ). Comme la taille de la patte D 6, ces mesures indiquent un assez gros tétrapode (de l'ordre d'un mètre de longueur), à quatre doigts I-II-III-IV subégaux, le cinquième étant assez nettement plus court (à la patte postérieure ?) ; les doigts, par ailleurs peu écartés et dépourvus de griffes, éloignent l'auteur de cette piste aussi bien du type Lacertoïde que d'un Stégocéphaloïde typique. De toute façon, une trace de natation ne permet pas de classer une piste.

Autres spécimens (provenances diverses)

Quelques empreintes isolées beaucoup plus petites (G 27, G 30, G 33, G 39, etc.) ne présentent que deux ou trois stries plus ou moins fines et parallèles, à l'exclusion de toute

trace de paume ou de plante. Elles peuvent aussi être rapportées à des traces de nage sous faible épaisseur d'eau, l'animal n'ayant pas posé ses pattes (G 39, pl. IV, 3 ; G. 33, pl. IV, 5). De telles traces peuvent néanmoins se faire sur la terre ferme, quand le sédiment est assez compact pour ne pas s'enfoncer sous le poids de l'animal marchant normalement tandis que les griffes peuvent laisser des sillons rectilignes quand la patte se lève, ou se pose.

II. PISTES D'INVERTÉBRÉS

Elles sont relativement abondantes à Gonfaron. Nous avons regroupé, planche V, quelques spécimens caractéristiques ; nous les avons comparés aux « genres » connus ; ce travail est facilité par l'existence des travaux de J. Lessertisseur (1955) et de Häntzschel (1975, *in* Traité de Moore, volume W). En revanche, il est fort difficile, en présence d'une piste à interpréter, de la rapporter à un « genre » connu, en raison du grand nombre de types décrits sous des noms différents bien que présentant des caractères communs. De nombreuses pistes « en ruban » ont été décrites. La très classique *Cruziana* en est un exemple caractéristique ; elle est particulièrement polymorphe ; *Carcinus*, *Natica*, *Bullia*, *Buccinum*, *Littorina*, *Phyllocorda*, *Olivellites*, *Trachomatichnus*, et de nombreuses autres, sont assez proches pour que l'on puisse hésiter, en présence d'un spécimen à étudier.

a. — Gon 41 (pl. V, 1) rappelle *Olivellites*, mais aussi *Phyllocorda*, ou *Protichnites* (au moins d'après Häntzschel, *in* Moore, W 98, fig. 1 b).

b. — Gonf 7 et 8 (coll. Gand) présentent une particularité : les éléments qui la composent changent d'une région à l'autre de la piste. Gonf 8 (pl. V, 8) présente, à droite, deux alignements de petits tubercules tandis que, à gauche, elle est composée de stries transversales. Il en est de même sur Gonf 8 (pl. V, 7). J. Lessertisseur (1955 : 24, fig. 10 E) figure le même phénomène sur *Bullia rhodostoma*. On peut aussi rapprocher ces spécimens de *Trachomatichnus* (*in* Moore, W 115, fig. 1) ou *Petalichnus* (*in* Moore, W 92, fig. 6 b), *Olivellites*, *Psammichnites* (= ? *Scolicia*). Gonf 7 (pl. V, 9) présente un tracé plus complexe avec des croisements et des bifurcations.

c. — Rappelons que nous avons signalé précédemment sur la plaquette Fre 1 (pl. IV, 6) des alignements de petites stries courbes évoquant, mais en beaucoup plus petit, *Asaphoidichnus* (cf. Moore, W 40, fig. 5) ou *Tasmanadia twelvetreesi* (cf. Moore W 110), du Permien inférieur d'Australie.

d. — Les pistes « en épi » existent aussi à Gonfaron. Gonf 5 (pl. V, 5) et Gonf 4 (pl. V, 6) diffèrent surtout par leur taille. L'une et l'autre évoquent *Myrianites*, mais aussi *Petalichnus*, *Merostomichnites* ou *Polykampton*.

e. — Les tubes de Vers sont nombreux à Gonfaron ; tantôt ils suivent le litage de la roche, tantôt ils recoupent les couches. Ils se détachent souvent très bien de la gangue. La plupart ont un diamètre de 5 mm environ ; quelques-uns sont plus gros. Ils semblent constitués du même matériel que la gangue et ne présentent pas de parois différenciées (Gon 46 et 43, pl. V, 2 et 3).

f. — Des formes plus ou moins voisines d'*Agrichnium* (cf. Moore, W 38, fig. 1) sont présentes à Gonfaron. Il est difficile ici de préciser ce qui est traces d'activité physique (fines ridules de vase) et traces d'animaux.

g. — Enfin une belle piste (Gon 1, fig. 18 ; pl. V, 4), bien conservée, mérite qu'on s'y arrête un peu plus longuement [1]. Elle a été trouvée dans le Permien, près de Gonfaron, au cours de fouilles dans le Trias, au-dessous du banc triasique qui avait fourni des restes de Stégocéphales. La partie recueillie mesure 21 cm de long sur 4 cm environ de largeur totale. Elle est constituée par des empreintes alignées suivant cinq lignes longitudinales parallèles.

— Une ligne axiale montre quatre petites stries semblant correspondre à des coups de queue et indiquant un rythme régulier de la « marche », une sorte « d'enjambée ».
— Deux lignes, situées symétriquement de part et d'autre de la précédente, et montrant des empreintes, elles aussi symétriques, en V, légèrement curvilignes (comparables aux empreintes les plus externes du schéma c de la figure 20 de J. Lessertisseur, 1955).
— Deux lignes plus externes d'empreintes plus petites que les précédentes mais relativement semblables : chacune se trouve au niveau de l'arrière d'une empreinte de la série précédente.

Les éléments axiaux et ceux des lignes 1 et 2 d'une part, 1' et 2' d'autre part, forment un grand V à l'envers. Cette piste montre une discontinuité des empreintes ; il n'y a pas reptation, même pour une partie du corps, ou de frottement au sol pour certains appendices.

On peut penser à une action répétitive, à des « pas » successifs : les « pattes » (ou autres éléments ayant marqué au cours de la marche) auraient posé cinq fois sur le fragment de piste observé ; il y aurait donc une « enjambée », d'ailleurs assez régulière, se retrouvant tout au long de cette piste et sur les cinq lignes : elle est de 47 mm de longueur moyenne. Si l'on mesure les quatre enjambées visibles sur 19 cm, on a : 40, 54, 42 et 52 mm.

On peut aussi penser à un animal posé là sur ses nombreux articles ; car l'hypothèse de la marche se heurte à une invraisemblance : il est hautement improbable que chaque article de cet « Arthropode » (?) vienne se placer exactement sur l'empreinte laissée par un autre au « pas » précédent.

Les empreintes individuelles rattachent cette piste à une forme « limuloïde » : en revanche, leur nombre et leur disposition ne permettent pas de la ranger dans un « genre » connu. Peut-être faut-il tenir compte, là encore, de la compacité d'un sédiment assez durci pour que certains appendices de l'animal n'aient pas marqué.

Les traces d'activité physique et figures de sédimentation ne faisaient pas l'objet de la présente étude. Elles sont assez nombreuses et variées : gouttes de pluie (pl. V, 10), ridules, traces de ruissellement (G 11 ?, pl. II, 6), craquelures de dessication, traînées diverses, etc.

Nous mentionnons, sans les figurer, des traces énigmatiques qui simulent des empreintes tridactyles (recueillies par Mr. F. Ballestra). La plus grande a une vingtaine de centi-

1. J. Lessertisseur avait vu ce spécimen et avait pensé, dès une première et rapide observation au « genre » *Paramphibius*, c'est-à-dire à une piste limuloïde. Il ne l'a malheureusement pas étudiée. Ce terme impropre (Willard, 1935, ayant cru voir là des empreintes d'Amphibiens) devrait être abandonné. Häntzschel (1975) regroupe ce « genre », avec *Limuludichnus*, dans le « genre » *Kouphichnium* Nopcsa, 1923.

mètres, le « doigt » central dépassant de 8 à 10 cm les deux pointes latérales. Ces « doigts » ont une forme « en obus ». Il est possible que ce soit là des empreintes de ruissellements provoqués par un fort courant creusant le sable en aval d'un petit obstacle ; la symétrie serait alors due au hasard. Seules, des découvertes semblables, en grand nombre ou plus complètes, permettraient d'interpréter de telles empreintes comme celles de pattes de grands animaux, d'ailleurs fort énigmatiques.

CONCLUSIONS

1. Conclusions paléontologiques

Les traces fossiles étudiées ici sont pour la plupart des pattes isolées ou des groupes ne formant pas une piste. On ne peut donc pas tirer de ce matériel plus d'informations qu'il n'en donne.

Les formes « stégocéphaloïdes » sont peut nombreuses dans le matériel recueilli jusqu'ici à Gonfaron, même si l'on tient compte des empreintes non décrites parce que trop incomplètes. Rappelons que la terminaison « oïde » indique seulement « aspect de » ; le terme stégocéphaloïde n'implique nullement que ces traces aient été nécessairement laissées par des Stégocéphales. Il semble néanmoins probable qu'au moins certaines de celles trouvées à Gonfaron soient dues à des Stégocéphales (ou à des Lépospondyles).

Quant aux formes « lacertoïdes », elles sont à la fois plus nombreuses et plus variées. Même en tenant compte du polymorphisme dû au sédiment ou à la démarche des animaux, elles prouvent que plusieurs genres différents devaient exister dans cette faune. Là encore la terminaison « oïde » indique bien les limites de ce terme « lacertoïde » qui ne signifie pas, bien sûr, que des Lacertiliens en soient les auteurs, mais seulement qu'il s'agit d'animaux dont le quatrième doigt est prédominant ; les Araeoscélidés sont dans ce cas, mais aussi des Cotylosaures (Captorhinomorphes aussi bien que Diadectomorphes) et bien d'autres Reptiles. *Hyloidichnus*, seule forme commune à Lodève, Saint-Affrique et Gonfaron, pourrait être due à un Cotylosaure (voire à un Rhynchocéphale). Les empreintes de Gonfaron que nous avons comparées à *Auxipes* sont trop éloignées de l'ichnotype de Lodève pour pouvoir être dues à un même animal. *Dromopus* (ou aff.) est pour l'instant propre à Gonfaron. De même, enfin, sont propres au Var des formes très particulières qui ont justifié la création de « genres » ichnologiques nouveaux (*Gonfaronipes*, *Gargalonipes*), ainsi que des formes indéterminables.

2. Conclusions paléogéographiques (*cf.* aussi Introduction, p. 407)

Les diverses traces d'activités animales, végétales et physiques, ainsi d'ailleurs que leurs conditions de formation et de conservation, permettent de reconstituer le milieu de façon assez précise. Les empreintes de Végétaux (rares), d'activité d'Invertébrés (nombreuses) et de Vertébrés (relativement abondantes), outre les informations qu'elles apportent directement sur la Flore et la Faune, donnent des indications sur leur abondance et leur répartition, et, avec les traces d'activité physique (gouttes de pluie, ripple marks, craque-

lures de dessication...), sur le type de climat (assez aride, avec néanmoins des pluies et des lagunes plus ou moins permanentes), et, enfin, sur le type de sédimentation. Les nombreuses traces de griffures et de natation montrent que les épaisseurs d'eau étaient souvent faibles (encore qu'elles pouvaient se produire sur les bords de lacs relativement plus profonds). Les surfaces fossiles successives ne sont parfois séparées que par quelques millimètres d'épaisseur, et des sous-traces de pattes de Vertébrés indiquent nettement qu'elles n'étaient aussi séparées que par un laps de temps très court (s'exprimant en semaines ou en mois) ; les dépôts de sédiments (fins) étaient intermittents, comme les arrivées d'eau qui les apportaient.

3. **Conclusions stratigraphiques**

Au cours de ces dernières années, les séries continentales du Paléozoïque de France ont révélé une assez grande variété de traces de pas de Vertébrés (fig. 1) :

— Westphalien de Bully, Pas-de-Calais (Dollé *et al.*, 1970) ;
— Stéphanien de Blanzy et Monteeau-les-Mines (Courel *et al.*, 1975) ;
— Autunien et Saxonien de Lodève (Heyler et Lessertisseur, 1963) ;
— Saxonien de Saint-Affrique, Rodez, Séverac-le-Château (?) (Heyler et Lessertisseur, à paraître) ; Toulon (Ellenberger, 1965) et Fréjus (Colle de la Motte) ;
— Thuringien (Gonfaron, Gargalon et la Roseraie).

Les matériaux recueillis sont le plus souvent trop rares et trop incomplets pour que l'on puisse comparer valablement les différents ichnofacies. Une telle tentative ne peut guère être esquissée que pour les traces du Saxonien et, dans une moindre mesure, du Thuringien.

L'ichnofaune du Saxonien de Lodève, abondante et variée (Heyler et Lessertisseur, 1963) est caractérisée par la prédominance des formes stégocéphaloïdes, encore que les découvertes faites depuis 1963 montrent des lacertoïdes plus nombreux (Heyler et Lessertisseur, à paraître). D'autres gisements de même âge (H. et L., *id.*) notamment ceux de Saint-Affrique, montrent une association d'ichnotypes tout à fait semblable à celle de Lodève. Ainsi, l'ichnofaune autuno-saxonienne du Midi de la France semble présenter une réelle homogénéité.

Les traces de Gonfaron, d'âge thuringien, apparaissent différentes : raréfaction des types stégocéphaloïdes, très nette prédominance des formes lacertoïdes, ichnotypes nouveaux reconnus à Gargalon et à Gonfaron, nombreux Invertébrés, tout cela constitue les éléments représentatifs de l'ichnofaune thuringienne du Var. Ces différences importantes avec l'ichnofaune de Lodève et de Saint-Affrique laissent deviner un renouvellement important des faunes de tétrapodes entre le Saxonien et le Thuringien et sans doute aussi des différences dues à l'isolement géographique des deux régions.

Remarquons enfin que l'ichnofaune du Trias inférieur, dans laquelle subsiste des formes lacertoïdes, mais caractérisée par l'apparition du type *Chirotherium*, apparaît elle-même très différente de celle du Thuringien.

DESCRIPTION D'UNE PISTE DE VERTÉBRÉ DANS LE PERMIEN DE L'ESTÉREL (VAR, FRANCE)[1]

par Georges GAND

Le gisement correspond aux affleurements de pélites rouge-brun situées entre Gonfaron et le Luc, à la hauteur du croisement de la RN 97 avec la ligne de chemin de fer Toulon-Draguignan. P. BORDET y avait déjà trouvé des traces de Reptiles et d'Invertébrés.

CLASSE DES REPTILES

Genre **VARANOPUS** Moodie, 1929
(Diagnose d'après HAUBOLD, 1971 : 30)

Quadrupède. Angle du pas de pied de 70° à 100°, la largeur de la piste au niveau des mains est un peu plus étroite. Avec un angle de 95°, les traces sont normalement disposées en alternance. Le chevauchement primaire peut se trouver en bordure.

Rapport enjambée/longueur du pied : 4/1 *en moyenne.*

Main et pied semiplantigrades ; les parties intérieures des empreintes sont les plus marquées. Les orteils augmentent de longueur du I au IV, le cinquième est à peu près de la longueur du deuxième. La base du V est à peine en retrait du IV. Les extrémités distales des orteils sont légèrement recourbées vers l'intérieur, particulièrement les griffes. L'angle formé par les orteils I et IV du pied peut atteindre 90°, celui de la main peut dépasser 100°. Les longueurs connues du pied vont de 20 à 30 mm.

EXTENSION : Partie supérieure du Permien inférieur d'Europe et d'Amérique du Nord.

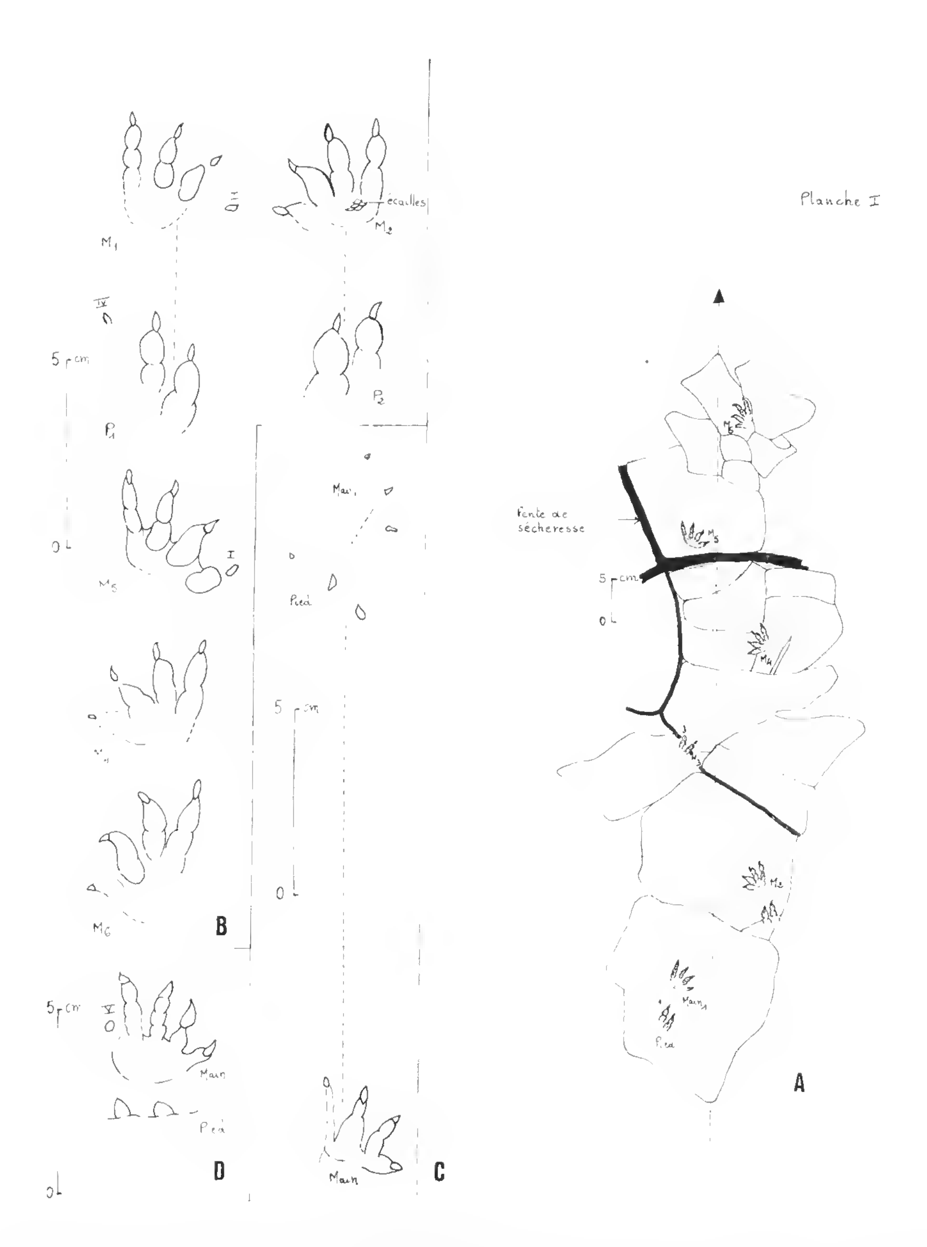
Varanopus microdactylus Pabst, 1896

MATÉRIEL : Piste de 5 pas récoltée en place, naturellement fragmentée et marquée de 1 à 7e (dalle Gonf. G 2). Une enjambée (Gonf. G 3) et deux couples pied-main incomplets (dalles Gonf. G 1 et Gonf. G 4) sont également à rapporter à cette espèce. Ce matériel est conservé au Muséum national d'Histoire naturelle.

DESCRIPTION

Traces de quadrupèdes pentadactyles, digitigrades à semiplantigrades, dont les trois doigts médians impriment souvent seuls le sol de manière régulière. Les autopodes nettement griffus sont tournés fortement et irrégulièrement vers l'intérieur de la piste.

1. L'article précédent était rédigé lorsque G. GAND nous a fait savoir qu'il avait recueilli et étudié une belle piste dans les mêmes terrains de Gonfaron. Afin de constituer un ensemble sur l'ichnologie de cette région, nous avons donc proposé à G. GAND de grouper son article avec le nôtre.



PL. I. — A-B : Piste de *Varanopus microdactylus* (Permien de Gonfaron, Var), A, schéma d'ensemble de la piste Gonf G 2 sur la surface fossile ; B, détail des autopodes. — C-D : Piste de *Varanopus majus*, C, détail d'une enjambée (Gonf G 3) ; D, Gonf G 1, détail.

La main, plus large que longue, située nettement en avant du pied, est plus petite que ce dernier d'environ 1/3. Elle montre un appui digitigrade à semi-plantigrade. Les doigts échelonnés du I au IV, bien écartés, sont légèrement flexueux. Ils possèdent des coussinets parfois assez bien dessinés. Contrairement à l'angle I-II qui est généralement grand, puisqu'il atteint 90°, celui qui sépare les orteils IV et V est au contraire petit, ne dépassant pas une vingtaine de degrés sur nos documents. Le pied, peu imprimé, indique plutôt un appui digitigrade et ses orteils sont plus épais que ceux de la main. L'angle du pas est assez grand : une centaine de degrés pour les pieds, de l'ordre de 113° en moyenne pour les mains. Ces valeurs justifient l'attribution de ces traces au genre *Varanopus*. La valeur du rapport longueur de l'enjambée sur longueur de l'autopode est également grande : voisine de 6 pour le pied, et de 8 pour la main. Ces traces dépassent 3 cm de longueur et sont donc grandes pour le genre.

Le pied : Dans la piste A, il n'a curieusement laissé sa trace que deux fois, limitée uniquement aux orteils II et III, le IV n'ayant marqué le sol argileux que par sa griffe en P1 (pl. I).

Les doigts étant incomplètement visibles, il est naturellement difficile d'apprécier la longueur de l'autopode qui est au moins égale à 35 mm. Ces doigts assez épais, aux coussinets bien visibles, sont terminés par des griffes très nettes, plus longues que larges et acérées.

Durant la locomotion, l'animal tourne assez nettement le pied vers l'intérieur de la piste, puisque l'angle défini par l'axe du rayon III et par celui de la piste est négatif, de l'ordre de — 16°.

La main : La figure D de la planche I montre bien que l'autopode est pentadactyle, mais celui-ci n'a laissé distinctement que les empreintes des doigts II, III, IV, en général bien imprimés, doigts qui se réunissent en une sole dont le contour postérieur n'est jamais net. La trace dénote un appui digitigrade à semi-plantigrade. Quoique moins bien marqué que ses voisins, le pouce est cependant toujours présent, limité au moins à l'impression de sa griffe.

Tableau des mesures de la piste de *Varanopus*

	Longueur moyenne (en mm)	Largeur moyenne (en mm)	Longueur des doigts (en mm) I	II	III	IV	Angle I/IV	Angle II/IV
Pied	> 35	> 30	?	26	33	33	?	?
Main	31 (29 à 33)	33 (28 à 38)	15 (15)	24 (23 à 27)	30− (28 à 30)	30+ (29 à 33)	73° (55 à 82)	41° (30 à 51)

Piste

Enjambée	267,5 mm
Largeur externe	95 à 107 mm
Largeur interne	55 à 35 mm

Pas oblique	159 mm (150 à 175)
Angle du pas (mains)	113°
Angle du pas (pieds)	97°
Longueur du couple	50 mm
Rapport enjambée/pied	1/6
Angle de l'axe de la main avec l'axe de la piste	α M = 27° (— 15 à — 40°)
Angle de l'axe du pied avec l'axe de la piste	α P = 16,5° (— 23 et — 10°)

Comme pour le pied, les doigts I à IV sont échelonnés, mais le rayon IV dépasse de peu son voisin : 30,6 contre 29,4 mm en moyenne. Le manque de documents suffisants rend impossible de savoir, en termes statistiques, lequel des orteils I ou IV est le plus long. La trace D semble indiquer que c'est le hallux. Les doigts bien écartés (l'angle II, IV vaut en moyenne 41°, celui qui sépare les rayons I à IV : 73°) et les griffes sont en général bien dessinées. Il n'est cependant pas possible de compter avec exactitude les coussinets, si bien que la formule phalangienne de ces autopodes, d'ailleurs peu spécialisés, reste inconnue.

Approche paléontologique et essai de position systématique de l'auteur de ces traces d'après l'étude de la piste Gf 2

Éléments de la piste : cf. tabl. des mesures, p. 438.

Discussion

L'existence d'autopodes pentadactyles, nettement griffus, l'hétéropodie évidente et, à un moindre degré, la présence d'écailles dont les traces sont bien visibles sur l'empreinte M 2 de la piste, sont autant d'arguments qui conduisent à supposer un Reptile comme auteur de ces traces.

Si l'on s'en réfère d'autre part à la valeur de l'angle du pas, se dessine un Reptile aux membres fléchis dont les membres antérieurs étaient sans doute plus courts que les postérieurs, puisque les traces des mains sont plus internes que celles des pieds.

Selon que l'on retient, pour cet animal, la démarche du pas alterné primitif comportant toujours au cours de la locomotion une base quadrupède ou celle du pas alterné plus évolué, caractérisé précisément par la disparition des bases quadrupèdes, nous sommes amenés à choisir, pour le calcul de la longueur du tronc, soit la méthode Baird (tronc = 1/2 enjambée + longueur du couple pied-main : T = E/2 + C), soit la méthode Soergel (T = 3/4 E + C) : ce qui dans le premier cas donne 18 cm et dans le second 25 cm. Sachant que les animaux à membres peu redressés (lézards, par exemple) progressent plutôt selon le mode du pas alterné primitif, le choix de la méthode Baird pour le calcul de cette longueur serait préférable dans notre cas, mais Heyler et Lessertisseur, dans leur travail de 1963 à propos d'Urodèles actuels, ayant montré qu'une bonne approximation de la longueur du tronc était obtenue en considérant les 3/4 de l'enjambée, il nous paraît préférable de retenir la moyenne de ces deux dimensions, soit 22 cm environ.

Apprécier maintenant les longueurs des autres segments, c'est-à-dire essentiellement celles de la tête et du cou confondus et celle de la queue, devient, on en conviendra, très

aléatoire. La présence de la queue nous est prouvée indirectement par la situation du barycentre. Après un calcul simple (Demathieu, 1970), il est probable que ce barycentre était situé à environ 37 % de la distance glénoacétabulaire, à partir de la ceinture pelvienne, valeur qui sous-entend donc l'existence d'un appendice caudal, et qui permet également de dessiner un animal dont le train arrière était légèrement plus fort que le train avant. D'après la position du barycentre, on peut également savoir que la queue de cet animal n'était pas très grande, sinon elle aurait probablement laissé sa trace, encore que cet argument doive être pris avec prudence, car, lors d'un déplacement rapide, certains animaux rampants, tels les Tejus, redressent leurs membres et la queue.

En ce qui concerne maintenant la dimension tête-cou, il n'est pas possible de la déterminer, même en termes d'approximation, à partir des éléments de la piste. On peut, bien entendu, avoir recours aux squelettes de Reptiles permiens et dans ce cas on s'aperçoit que, chez ces animaux, cette dimension n'est jamais inférieure à la moitié de la longueur du tronc, ce qui représente dans la plupart des cas (*Limnocoelis*, *Labidosaurus*, *Diadectes*, *Ophiacodon*...) un minimum. En ne considérant que cette limite inférieure, c'est-à-dire 11 cm pour la longueur tête-cou, on s'aperçoit, après construction géométrique, que la position du barycentre « impose », en quelque sorte, une queue d'environ 15 cm de longueur, ce qui fournit en définitive (11 + 22 + 15) une longueur minimale totale d'une cinquantaine de centimètres pour ce Reptile.

Au terme de cette courte étude, nous entrevoyons ainsi un Reptile d'une cinquantaine de centimètres de longueur environ, assez haut sur pattes, mais aux membres néanmoins fléchis et horizontaux, et un appendice caudal assez court. Ce Reptile, selon toute vraisemblance légèrement bâti, comme l'évoque si bien la gracilité de ses autopodes, pouvait avoir une démarche assez rapide, sinon aisée, qu'il effectuait en s'aidant des ondulations [1] de son corps, prouvées par la convergence de ses autopodes vers l'axe de la piste.

Une telle image, qui n'est pas sans évoquer celle d'un Lacertilien actuel, exclut, à notre avis, les Pélycosauriens et les Pareiosauriens, animaux assez lourds, comme auteurs possibles de ces traces. C'est pourquoi il faut sans doute rechercher parmi les Cotylosauriens l'auteur de ces empreintes. C'est ce qu'admet d'ailleurs H. Haubold qui attribue à ce groupe les traces de *Varanopus*.

1. Il existe une relation étroite entre la position de la main et l'ondulation du corps ; le fort coefficient de variation montre que ces ondulations du corps furent très irrégulières. C'est peut-être la preuve d'une démarche saccadée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arevian, A., N. Toutin, H. Rousseau, R. Campredon, R. Dars, 1979. — Les séries continentales du Permien du Var. *Bull. BRGM*, sect. 1, 1.

Bordet, P., 1951. — Étude géologique et pétrographique de l'Estérel. *Mém. Carte géol. dét. Fr.*, Paris, Imprimerie Nationale.

— 1966. — L'Estérel et le Massif de Tanneron. *Act. Sc. et industr.*, 1324, Hermann édit.

Boucarut, M., 1971. — Étude volcanologique et géologique de l'Estérel (Var. France). Thèse Doct. ès-Sci., Nice, 2 t.

Bouillet, G., et L. Lutaud, 1958. — Contribution à l'étude paléogéographique de la période permienne dans la Provence cristalline. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (6), **8** (5).

Courel, L., G. Demathieu, H. Haubold, 1975. — Découverte d'une piste d'Amphibien dans le Carbonifère de Blanzy (Saône-et-Loire, France). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **280**.

Demathieu, G., 1970. — Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central. *Cah. Paléontologie*, CNRS.

Dolle, P., A. F. de Lapparent, et C. Montenat, 1970. — Sur une dalle à empreintes de pas lacertoïdes du houiller du bassin du Nord-Pas-de-Calais. *Annls Soc. géol. N.*, **90** (2).

Doubinger, J., et D. Heyler, 1975. — Nouveaux fossiles dans le Permien français. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **17** (6).

Ellenberger, P., 1965. — Découverte de pistes de Vertébrés dans le Permien, le Trias et le Lias inférieur, aux abords de Toulon (Var) et d'Anduze (Gard). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** (9).

Gand, G., 1975. — Sur quelques empreintes de pas de Vertébrés récoltés dans le Stéphanien moyen de Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire, France). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, **74**.

— 1977-1978. — Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Culles-les-Roches (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Hist. nat. Creusot*, **35** (1) [1977] ; **35** (2) [1978].

— 1978. — Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de Saint-Sernin-du-Bois (Autunois, France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, **87**.

Häntzschel, W., 1975. — Trace fossils and problematica. *In* : Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part. W, suppl. 1, C. Moore.

Haubold, H., 1971. — Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. *Handb. Paläoherpetol.*, **18**.

Heyler, D., et J. Lessertisseur, 1963. — Pistes de Tétrapodes permiens dans la région de Lodève (Hérault). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **11** (2).

Lessertisseur, J., 1955. — Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **34** (4, mém. nº 74).

Nopcsa, F., 1923. — Die Familien der Reptilien. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, **2**.

Roubault, M., P. Bordet, F. Leutwein, J. Sonet, et J. L. Zimmermann, 1970. — Ages absolus des formations volcaniques du Tanneron-Estérel (Var). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **271**.

Visscher, H., 1968. — On the thuringian age of the upper paleozoic sedimentary and volcanic deposits of the Estérel (Southern France). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, Amsterdam, **6**.

Manuscrit déposé le 1er septembre 1980.

PLANCHE I

1. — Spécimen G 4a-G 4b ; empreinte et contre-empreinte ; patte isolée de type stégocéphaloïde (× 1/2).
2. — Spécimen Gon 40 ; patte stégocéphaloïde voisine de Gon 4 (× 1/2).
3. — Spécimen G 36 ; patte stégocéphaloïde (× 1/2 env.)
4. — Spécimen G 1.2.3 ; empreinte et contre-empreinte ; fragment de piste stégocéphaloïde (× 2/3).
5. — Spécimens G 26 et G 7 ; contre-empreinte (en relief) de pattes à affinités lacertoïdes (× 1/4 env.).
6. — Spécimens G 8 et G 8 bis (× 1/4).
7. — Spécimen Gon 4. Grande patte stégocéphaloïde (?) (× 2/3).

Nota : Par suite d'une réduction (à 900/1 000) opérée par l'Éditeur, les échelles sont très légèrement surestimées.

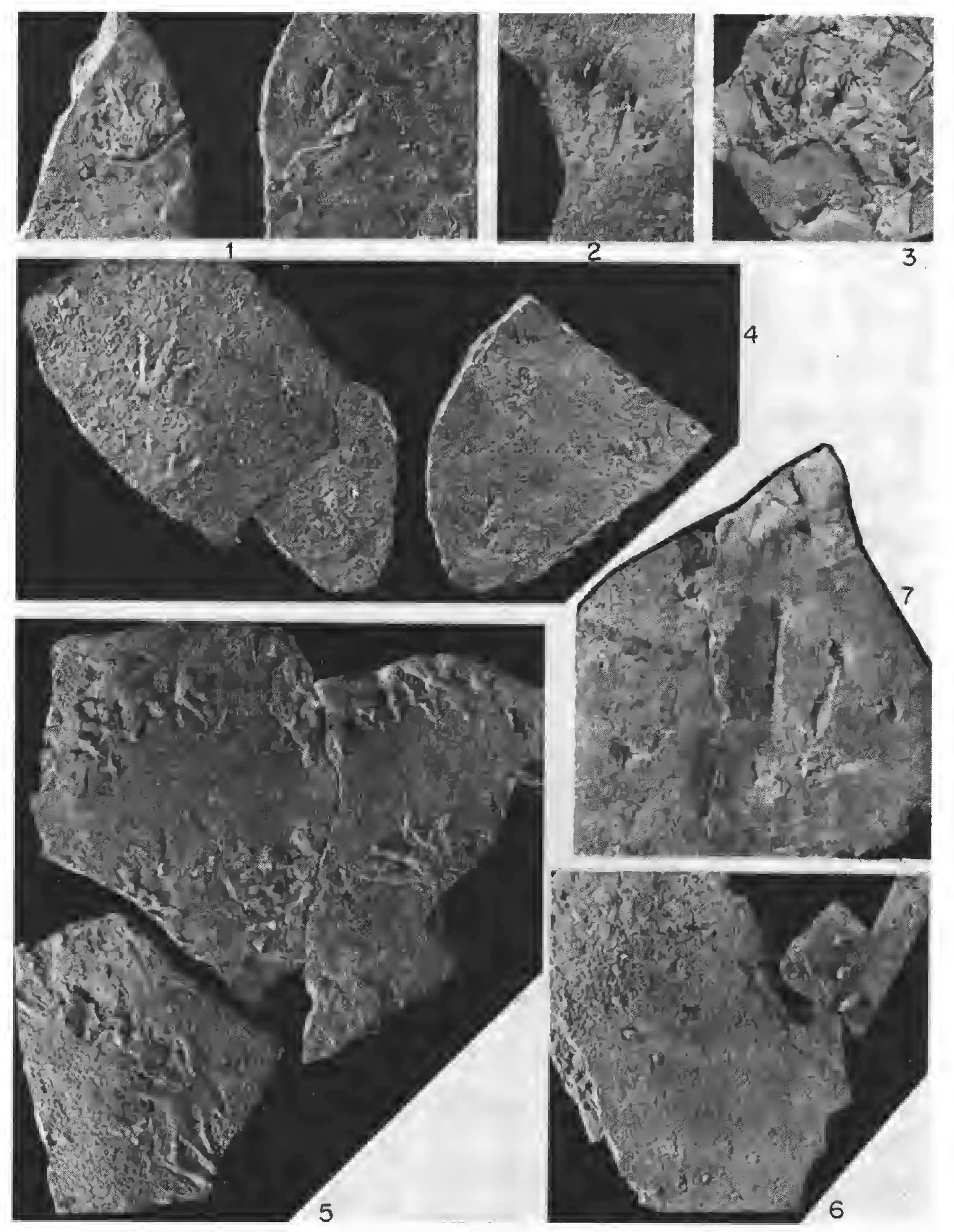


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — Aff. *Hyloidichnus*. Spécimen G 5 (× 1/2).
2. — Aff. *Hyloidichnus*. Spécimen G 14 A (× 1/2).
3. — Spécimen G 16 (× 1/2 env.).
4. — Spécimen G 17 A (× 1/3).
5. — Spécimen G 10 (× 1/2).
6. — Spécimen G 11 (× 1/2).
7. — Spécimen G 25 (× 1/2 env.). Outre les petites empreintes en creux plus ou moins apparentées à *Dromopus*, on distingue une trace de queue, rectiligne, un tube de Vers et des empreintes de gouttes de pluie.
8. — Aff. *Dromopus*. Spécimen G 31 (× 1/2).
9. — Spécimen G 30 (× 1/2 env.).
10. — Spécimen Gon 25 V (× 0,4) ; trois doigts seulement sont visibles, ainsi qu'une trace de queue.
11. — Spécimen Gon 25 R (× 1/3) à affinités incertaines : pattes situées de part et d'autre d'une trace de queue.

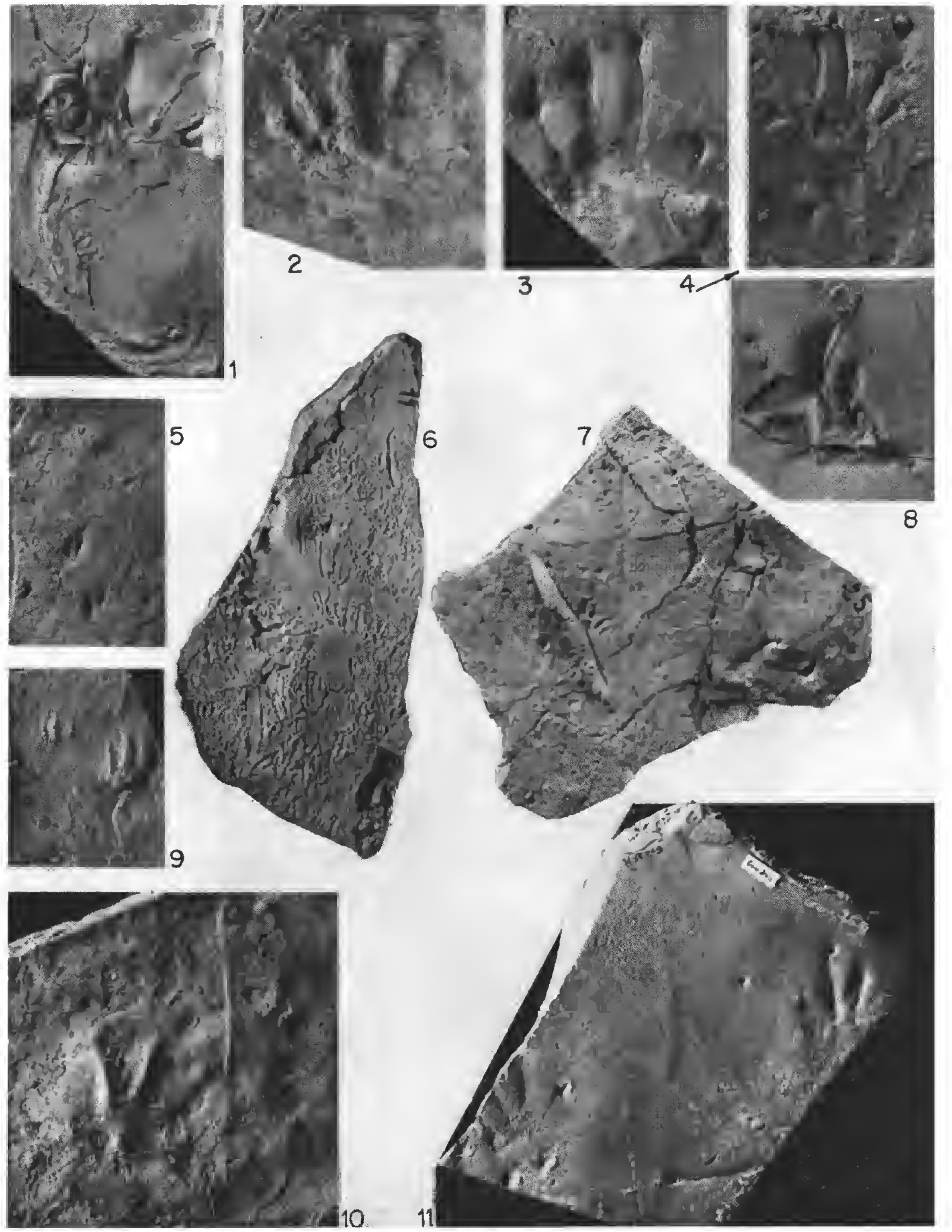


PLANCHE II

PLANCHE III

1. — Spécimen G 14-15-18 (× 1/4 env.) trouvé en trois fragments séparés sur le terrain, et montrant des empreintes d'aspects variés ; 1 bis, détail de G 15 B (× 1/2) ; 1 ter, détail de G 15 A (× 1/2).
2. — *Gonfaronipes talus*. Type. Photographie de la contre-empreinte en relief, G 6 b (× 1/3), du spécimen G 6 a. Couple, et sans doute extrémité des doigts de la patte antérieure du couple précédent.
3. — Sous-trace de la patte postérieure de l'empreinte en creux du couple G 6 a (× 1/2).
4. — Spécimen G 12 (× 1/2).
5. — Sous-trace de G 12 (× 1/2).
6, 7 et 8. — *Gargalonipes ballestrai*. Type et unique spécimen (Gar 1) : 6 et 7, contre-empreinte et empreinte (× 1/2) ; 8, détail de la patte antérieure droite, avec deux extrémités de doigts de la patte postérieure du même couple (× 1).



PLANCHE III

PLANCHE IV

Griffures et Incertae sedis.

1. — Incertae sedis. Spécimen Gon 27 (× 1/2).
2. — Patte à 4 (ou 5) doigts et petit « talon » (× 1/2).
3. — spécimen G 39 (× 1/3 env.). Griffures et traces énigmatiques.
4. — Spécimen St R 1 (× 0,15 env.). Série de griffures indiquant une piste de natation.
5. — Spécimen G 33 (× 1/2 env.).
6. — Spécimen Fre 1 (× 1/2). Piste énigmatique.
7. — Spécimen G 22 (× 1/2). Plaque avec empreintes de formes diverses.
8. — Spécimen G 32 (× 1/2). Patte avec trois doigts prolongés par des griffures courbes.

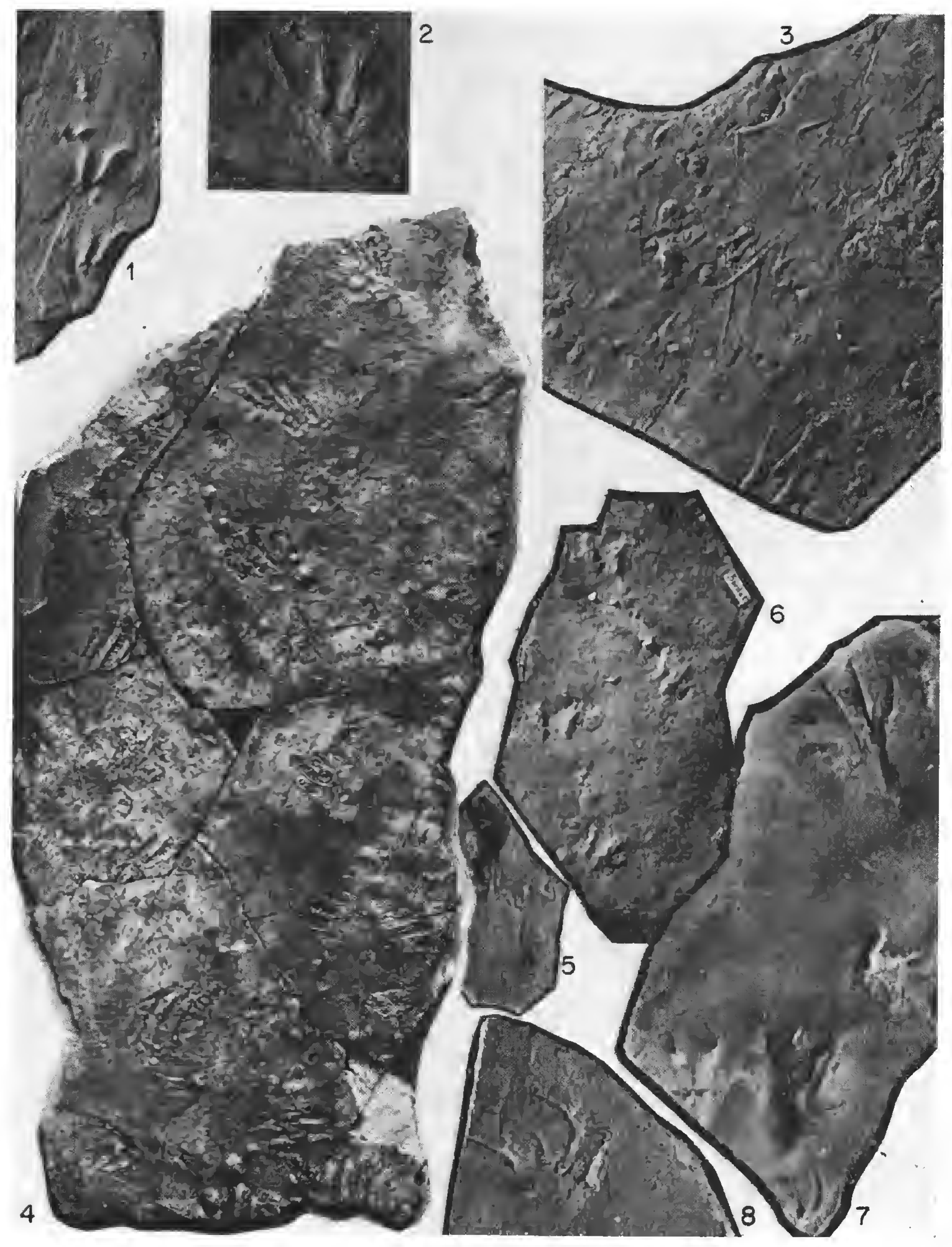


PLANCHE IV

PLANCHE V

Pistes d'Invertébrés de Gonfaron.

1. — Spécimen Gon 41 (× 1). Piste d'Invertébré plus ou moins affine de formes telles que *Phyllocorda*, *Olivellites*, *Protichnites*...
2 et 3. — Gon 46 et Gon 43 (× 1). Tubes de Vers.
4. — Spécimen Gon 1 (× 1/2). Piste « limuloïde », aff. *Paramphibius* ou *Kouphichnium*.
5. — Spécimen Gonf 5 (× 1). Piste « en épi » plus ou moins affine de *Myrianites*, *Petalichnus*, *Polykampton*, *Merostomichnites*, etc.
6. — Spécimen Gonf 4 (× 1). Piste assez proche de la précédente, à la taille près.
7-9. — 7 et 8, spécimen Gonf 8 ; 9, spécimen Gonf 7 (× 1). — Divers spécimens d'aspects très voisins, montrant des variations le long d'une même piste. Formes plus ou moins affines de *Trachomatichnus*, *Olivellites* ou *Psammichnites* (= ? *Scolicia*), et autres formes « en ruban » à deux lignes d'éléments parallèles.
10. — Empreintes de gouttes de pluie (× 0,45).

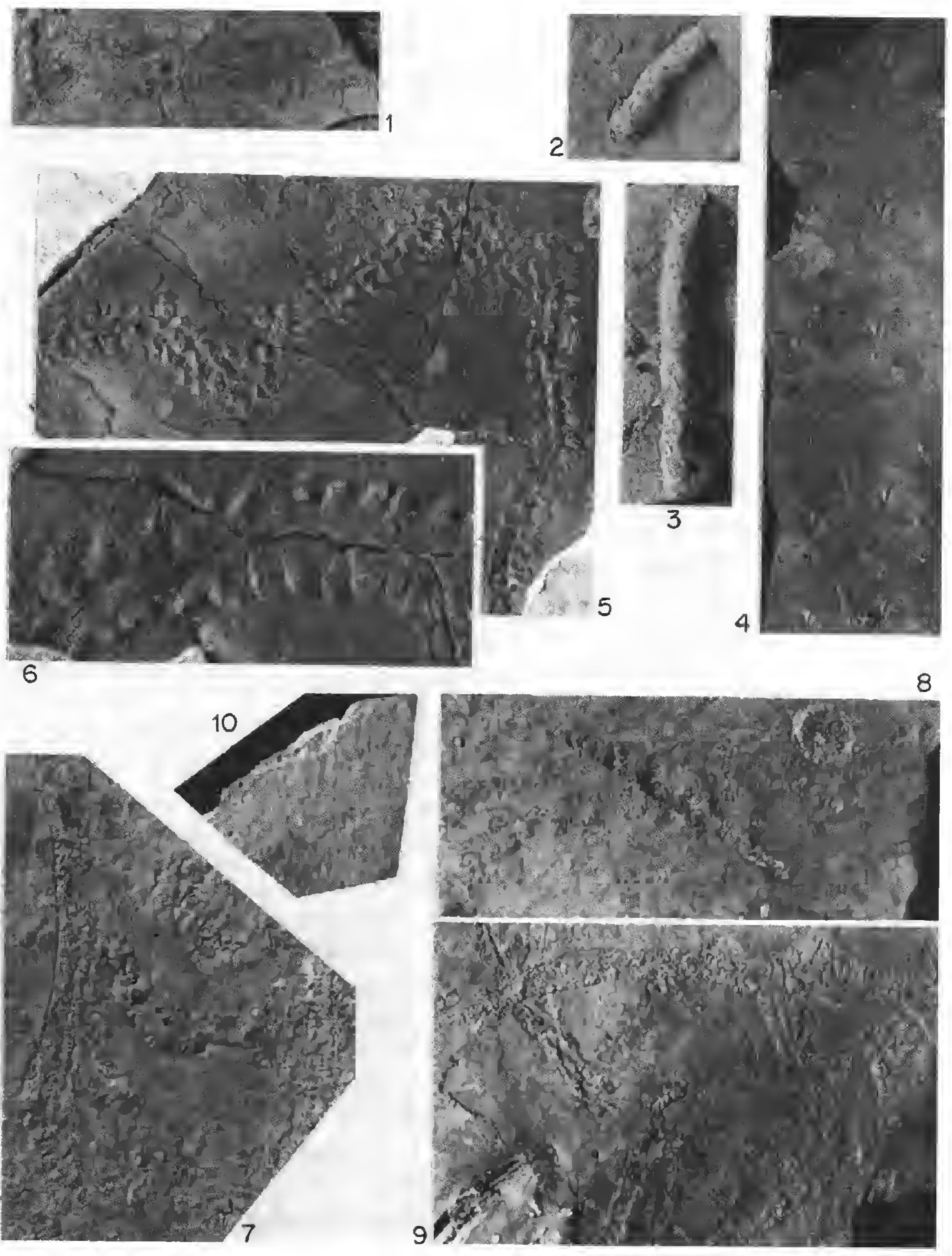


PLANCHE V

Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus au cours de l'année 1980 :*

M.-L. Bauchot, MNHN, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05.

J. Blot, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Y. Bouligand, École Pratique des Hautes Études, 4, rue des Écoles, 75005 Paris.

J.-P. Chevalier, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

J.-P. Cuif, Laboratoire de Paléontologie, Faculté des Sciences, 91405 Orsay.

J.-C. Fischer, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

S. Freneix, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

J.-P. Gasc, MNHN, Laboratoire d'Anatomie comparée, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

L. Ginsburg, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

D. Goujet, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

J.-P. Lehman, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 77005 Paris.

F. Petter, MNHN, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon.

J.-C. Rage, Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris VI, 4, place Jussieu, 75005 Paris.

Achevé d'imprimer le 13 mai 1981.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
T. 108 — Pejonoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comoros. 1978, 388 p., fig., pl.
T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophidsrinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.
T. 115 — Atlas des Cercaires.
T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. 1969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.